АКАДЕМИЯ НАУК СССР

R
COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
- 5 SEP 1958
SERIAL Eu. 447
SEPARATE
E & A

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVII
ВЫП. 7

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1958

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, М. С. ГИЛЯРОВ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

EDITORIAL BOARD:

Acad. E. N. PAVLOVSKY (Editor-in-chief), K. V. ARNOLDI (Associate Editor), L. B. Levinson, B. S. VINOFRADOV, M. S. GHILAROV, V. I. ZHADIN, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR L. A. ZENKEVICH, B. S. MATVEYEV, Corresp. Member of the Acad. Sci. USSR G. V. NIKOLSKY, A. A. STRELKOV

1958

ТОМ XXXVII ИЮЛЬ ВЫПУСК 7

СОДЕРЖАНИЕ

Фенюк Б. К. Вопросы географии природных очагов чумы 961
Никольский Г. В. и Пикулева В. А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов . . . 972
Воронина Н. М. О кажущихся колебаниях количества зоопланктона в течение суток 989
Положенцев П. А. и Артюховский А. К. Новые виды мермитид . . 997
Спасский С. А. Dictyna uncinata Thor. (Aranei, Dictynidae). Биологический очерк 1006
Бондаренко Н. В. Особенности диапаузы у паутинного клеща (Tetranychus urticae Koch) 1012
Бельговский М. Л. Наследование устойчивости насекомых к инсектицидам. 1024
Басурманова О. К. Биологические формы узкотелой златки (Agrilus viridis L.) 1039
Калугина Н. С. Места обитания и питание личинок Glyptotendipes glaucus Mg. (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища 1045
Бирман И. Б. О распространении некоторых пелагических рыб в северной части Тихого океана 1058
Бугай К. С. О размножении днепровской чехони в связи с зарегулированием стока нижнего Днепра 1063
Сегаль А. Н. Суточные изменения газообмена у серой неясыти 1076
Гаврин В. Ф. и Дацкевич В. А. Экология жулана (Lanius cristatus collurio L.) в Беловежской пуще 1082
Клейненберг С. Е. и Яблоков А. В. О морфологии верхних дыхательных путей китообразных 1091

Краткие сообщения

Наумов Р. Л. О сползании клещей с грызунов 1100
Абдуллаев М. А. О потреблении гамбузией мяса особей собственного вида . 1101
Малышев Л. И. Материалы к орнитофауне Прибайкалья 1103
Барабаш-Никифоров И. И. О дальнейших направлениях работ в области охраны, изучения и освоения калана 1104
Беньковский Л. М. К биологии выдры 1105

Адрес редакции
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

ВОПРОСЫ ГЕОГРАФИИ ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ЧУМЫ[1]

Б. К. ФЕНЮК

Государственный научно-исследовательский институт микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР (Саратов)

Причины эндемии чумы в степях, полупустынях и пустынях Азии, Африки, Северной Америки, где это заболевание явно не связано с поселениями крыс, равно как и основные закономерности энзоотии чумы, установлены, как известно, еще в последние годы XIX — первые 2—3 десятилетия XX вв. Достижением этого результата мы обязаны многим зарубежным и русским исследователям, среди которых наиболее видное место принадлежит акад. Д. К. Заболотному.

Начиная с 40-х годов XX в., дальнейшее познание закономерностей энзоотии чумы шло в СССР под влиянием учения акад. Е. Н. Павловского (1939, 1948 и др.) о природной очаговости трансмиссивных инфекционных заболеваний, которое не только служит, как пишет автор, «направляющим ключом к изучению новых болезней» (1955, стр. 25), но и открывает дополнительные методологические и методические возможности для углубленного исследования уже давно известных зоонозов и антропозоонозов.

По отношению к чуме — одному из наиболее изученных антропозоонозов — это влияние сказалось прежде всего в том, что ее природная очаговость стала рассматриваться как эколого-географическая проблема. В данной связи можно назвать работы А. Г. Банникова (1954), И. Г. Иоффа (1936, 1941, 1949), Н. И. Калабухова (1932, 1949), Н. И. Калабухова и В. В. Раевского (1936), Н. П. Миронова (1957, 1957 а), Н. П. Наумова (1955), Н. П. Наумова с соавторами (1957), В. С. Петрова и М. Ф. Шмутера (1957), Ю. М. Ралля (1940, 1956), Ю. М. Ралля, В. Н. Тер-Вартанова и В. Е. Тифлова (1957), В. Н. Скалона и П. П. Тарасова (1946), И. С. Тинкера (1941), В. Н. Федорова и В. П. Козакевича (1957), В. Н. Федорова, И. И. Рогозина и Б. К. Фенюка (1955), Б. К. Фенюка (1939, 1944, 1948, 1954). Весьма прогрессивные идеи о связи очагов чумы с определенным географическим ландшафтом были высказаны еще в 1930 г. Н. А. Гайским, однако в свое время они не были в достаточной мере оценены.

История чумных эпизоотий показывает, что они не проявлялись до сих пор севернее 48—51° с. ш. (Иофф, 1941) и южнее 40° ю. ш. (Федоров, Рогозин, Фенюк, 1955). В этих широтах лежит «зона природной очаговости» так называемой «дикой» («эндемической») чумы («peste selvatique», по R. Jorge, 1933, «sylvatic plague» американских авторов). В зону «дикой» чумы как бы вписана зона «крысиной» («пандемической», «го-

[1] Доложено 1.VII 1957 г. на совещании по вопросам зоогеографии суши в Львовском государственном университете им. Ивана Франко.

родской», «портовой») чумы, укладывающаяся за небольшим, видимо, временным, исключением между 35° с. ш. и 35° ю. ш. (H. Robertson, 1923). Антропургические очаги этой зоны, связанные с поселениями крыс в портах и городах, возникли в основном в XIX в.

Конкретные географические границы зоны «дикой» чумы не следуют, естественно, линейно вдоль названных широт, а имеют значительно более сложный рисунок. Так, на юго-востоке Европейской части СССР эпизоотии доходили к северу: вдоль правого берега р. Урала — до 51°, вдоль правого берега р. Волги — до 48°40′, а в степях между Волгой и Уралом — до 50° с. ш. (Иофф, 1941).

Не совпадают границы природных очагов чумы и с границами ареалов ее носителей (источников) и переносчиков, т. е. определенных видов грызунов и их блох. Ареалы тех и других гораздо шире и, как правило, далеко выходят за границы природных очагов. Так, ареалы малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) и его блох — Neopsylla setosa Wagn. и Ceratophyllus tesquorum Wagn., являющихся основными переносчиками чумы в поселениях сусликов, на сотни километров выходят за пределы природных очагов чумы на юго-востоке, где эти грызуны служат основным источником чумного микроба. То же можно сказать об ареале серого сурка (Marmota baibacina Kastsch.) и границах горных очагов чумы Средней Азии. Наиболее показательно в этом отношении несовпадение ареала черной и серой крыс (Rattus rattus L. et R. norvegicus Berkenh.) с границами зоны очагов «крысиной» чумы. В. Н. Федоров (1946) убедительно доказал невозможность существования постоянных очагов «крысиной» чумы в СССР, в том числе и в южных широтах, невзирая на неоднократный завоз ее сюда даже в XX в. (Одесса, Батуми) и на широкое распространение в СССР как крыс, так и крысиной блохи Xenopsylla cheopis Roths. (Иофф, 1941), активного переносчика чумы.

Сложность рисунка конкретных границ природных очагов чумы определяется, в первую очередь, географическими пределами комплекса экологических факторов, обеспечивающих возможность непрерывной циркуляции чумного микроба в биоценозах местных географических ландшафтов. В этот комплекс, помимо видов грызунов и блох, которые являются основными носителями и переносчиками чумного микроба, входят: обширность пространства, занятого поселениями основных носителей, относительно высокая и устойчивая плотность и относительная непрерывность их поселений на этом пространстве, т. е. наличие связи между отдельными поселениями при их мозаичном распределении по территории, и, наконец, наличие таких микроклиматических условий, которые обеспечивают достаточно высокую численность определенных видов блох, способных передавать своим хозяевам возбудителя чумы (Фенюк, 1939, 1944).

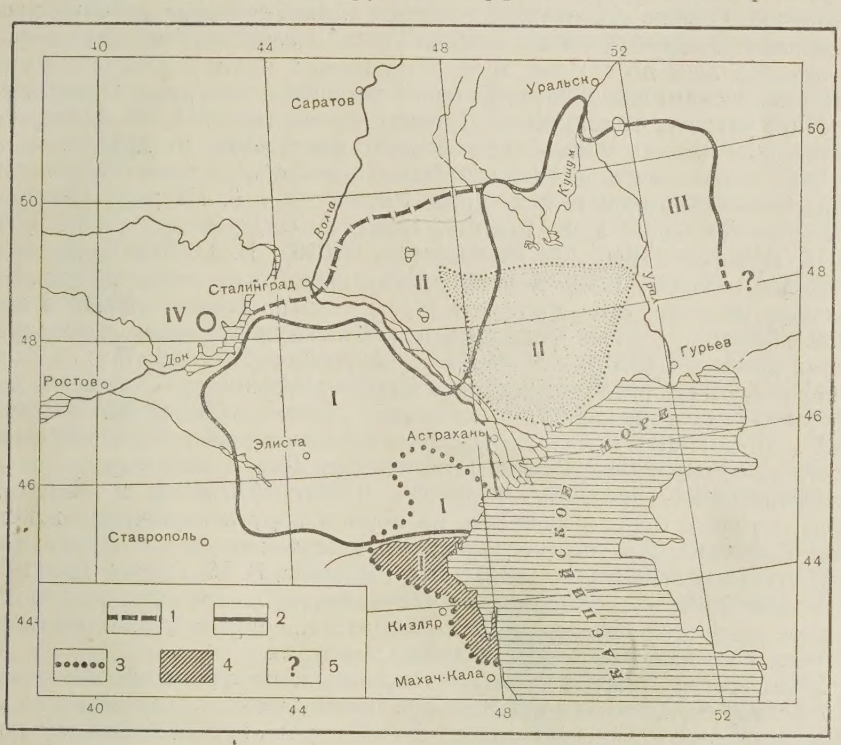
Не характеризуя общих географических особенностей зоны природной очаговости чумы в целом, что в схематической форме уже сделано Ю. М. Раллем (1944, 1956), остановимся на некоторых частных вопросах географии природных очагов чумы в СССР.

Прежде всего необходимо коснуться вопроса о возможном расчленении зоны природной очаговости чумы.

Изучение истории чумных эпизоотий на юго-востоке Европейской части СССР (в Прикаспийской низменности), с учетом общих закономерностей эпизоотологии чумы, в частности условий распространения эпизоотий в пространстве, позволило нам прийти к выводу, что эту территорию можно расчленить по географическому признаку на отдельные, хорошо обособленные части, в известной мере автономные друг от друга. Их автономность определяется тем, что между ними нет повседневного обмена возбудителем чумы, вследствие трудно преодолимых преград для его носителей и переносчиков.

В докладе на конференции, посвященной 25-летнему юбилею институ-

та «Микроб» (1944), мы выделили для юго-востока три относительно «автономных природных очага» (иначе говоря, «автономные области очаговости», Фенюк, 1954): Волжский Правобережный, Волго-Уральский и Зауральный (см. рисунок). Разделяющие эти очаги мощные преграды в виде рек Волги и Урала в их нижнем течении весьма затрудняют эффективный обмен зараженны-



Природные очаги чумы на юго-востоке Европейской части СССР

1 — северная граница очагов в 1918 г., *2* — граница активной части очагов к 30-м годам XX в., *3* — современная граница активной части очага Северо-Западного Прикаспия, *4* — новая территория очага Северо-Западного Прикаспия, выявленная впервые в 1950—1952 гг., *5* — неясность связей Зауральнаго очага с Равнинным Средне-Азиатским очагом: *I* — Северо-Западный Прикаспиский очаг, *II* — Волго-Уральский, *III* — Зауральный, *IV* — Пристенский очаг

ми чумой животными, хотя несомненно, что в исторических и тем более в геологических масштабах времени такой обмен осуществлялся неоднократно.

До сих пор ни разу не было зарегистрировано распространение эпизоотий с одного берега этих рек на другой не только среди залегающих в спячку малых сусликов, но и среди незимоспящих мышей, полевок и песчанок. Укажем в качестве примера, что исключительно интенсивная эпизоотия чумы среди домовых мышей и обыкновенных полевок зимой 1937/38 г. в южной части Волго-Ахтубинской поймы не распространилась через Волгу в Енотаевский район, Астраханской области, хотя протекала на фоне массового размножения этих грызунов, когда их подвижность, как известно, резко возрастает.

Волжский правобережный очаг правильнее называть теперь, следуя Н. П. Миронову с соавторами (1957), очагом Северо-Западного Прикаспия, так как в 1950—1952 гг. его пределы расширились до Кизлярского района Грозненской области и низменного Дагестана (рисунок, *4*). Наряду с этим, под воздействием многолетнего, начиная с 1933 г., истребления сусликов методом «сплошной очистки» чума пол-

ностью исчезла из приволжских северной и западной частей очага, т. е. из Сталинградской и Ростовской областей и Ставропольского края в границах его на 1945 г., сохранившись только в пределах так называемых Черных земель в Калмыцких степях и в Дагестане (подробнее см. у О. Н. Бочарникова с соавторами, 1957, и Б. К. Фенюка, 1957).

Автономность Зауральнього очага от Волго-Уральского не подлежит сомнению. Однако его взаимоотношения с энзоотичными по чуме пространствами Средней Азии и азиатской части Казахстана не совсем ясны. Возможны, хотя до сих пор и не установлены, связи Зауральнього очага с Приэмбинскими равнинами, Северо-Западным и Северным Приаральем.

Надо указать, что значение преград типа мощных рек как фактора относительной изоляции одного природного очага чумы от другого за последние годы подвергается сомнению в связи с изучением роли птиц и хищных млекопитающих в переносе блох и клещей. Из работ Балата и Росицкого (F. Balát a. B. Rosický, 1954), В. Б. Дубинина (1948, 1949), А. И. Иванова (1945), А. М. Сергеева (1936), В. Н. Тер-Вартанова с соавторами (1954, 1956) и ряда других видно, что птицы могут иметь большое значение как собиратели и транспортировщики клещей и даже блох. Известны прямые находки зараженных чумой птичьих блох на норовых совах в США (C. M. Wheeler, J. R. Douglas and F. C. Evans, 1941) и блох грызунов на черном коршуне в Грозненской области (Тер-Вартанов с соавторами, 1952) и кулике-авдотке в Дагестане (Лавровский и Шатас, 1957). Активными транспортировщиками блох в пределах своего гнездового участка являются гнездящиеся в норах грызунов каменки-плясуньи — Oenanthe isabellina Temm. (Бибиков и Бибикова, 1955), которые могут переносить из норы в нору и зараженых птичьих блох. Оценивая роль переноса птицами блох и клещей в эпидемиологии инфекционных заболеваний, В. Н. Тер-Вартанов, В. М. Гусев и др. (1956) обращают внимание на значение «случайностей», подчеркивая общеизвестное эпизоотологическое положение, что «...природа ставит опыты на тысячах и сотнях тысяч экземпляров» животных.

Надо все же принять в расчет следующее: во-первых, блохи — главный фактор передачи возбудителя при чуме — недолго, как известно, задерживаются на птицах, что очень снижает роль птиц в далеком транспорте блох; во-вторых, на пути эффективной передачи чумы блохой, перенесенной на птице в свежую популяцию грызунов, стоит бесконечное множество экологических препятствий; в-третьих, не все виды блох грызунов, как показали Эски и Хаас (C. R. Eskey and V. H. Haas, 1939), Уилер и Дуглас (C. M. Wheeler and J. R. Douglas, 1941), И. Г. Иофф (1941), Дуглас и Уилер (1943), А. А. Флегонтова (1951) и др., являются эффективными переносчиками чумы; в-четвертых, иксодовые клещи, в прокормлении и транспортировке которых птицы действительно играют большую роль, имеют более чем ничтожное значение как эпизоотический фактор при чуме. Значение же их в природной очаговости чумы до сих пор не доказано, невзирая на многочисленные попытки (см. обзор О. В. Афанасьевой и М. А. Микулина, 1957). Наконец, в-пятых, и это — главное, вся документированная история чумных эпизоотий не дала пока фактов, которые бы позволили заподозрить птиц как причину возникновения чумной эпизоотии. Все это позволяет нам считать, что представление об относительной автономности некоторых природных очагов чумы является вполне рабочей гипотезой (см. также Фенюк, 1954).

Относительная автономность отдельных участков в пределах зоны природной очаговости чумы имеет большое практическое значение, так как позволяет проводить меры по их радикальному оздоровлению, вплоть до полной ликвидации в них очаговости чумы, без риска быстрой потери достигнутых результатов. Поэтому изучение с этой точки зрения других энзоотичных по чуме территорий Советского Союза, в частности Средней Азии и Казахстана, и поиски в них возможных географических и эколо-

гических преград на пути распространения эпизоотий, безусловно, заслуживают внимания.

Есть основания считать, что в известной мере автономны по отношению друг к другу так называемые Горный и Равнинный (или Пустынный) Средне-Азиатские природные очаги чумы. В пределах последнего, видимо, относительно автономна пустыня Кызыл-Кум, окаймленная двумя крупными реками Аму- и Сыр-Дарьей с примыкающей к ним зоной оазисов.

Из общих представлений о географических границах энзоотии чумы и учения Е. Н. Павловского о природной очаговости трансмиссивных инфекций следует важный практический вывод, что и в ряде тех районов, которые лежат в пределах названных выше широт, но где эпизоотии до сих пор никогда не регистрировались, возможно существование природной очаговости чумы, если в этих районах имеется комплекс необходимых экологических условий и характерный для природных очагов чумы географический ландшафт с его биоценозами (Федоров, Рогозин, Фенюк, 1955).

Подобные предположения, высказанные нами в 1946 г. в конкретной форме по отношению к территории СССР, за последние 10—12 лет подтвердились для Приаральских Кара-Кумов, юга Актюбинской области, Приэмбинской равнины, песков Сары-Ишык-Отрау, пустыни Кара-Кум, хребта Копет-Даг, Красноводского плато. Своего определения в этом смысле ожидают Бет-Пак-Дала, Муюнкум, Кашка-Дарьинская и Сурхан-Дарьинская области Узбекской ССР, горные системы Таджикистана и некоторые другие места.

Краткость очерка не позволяет рассмотреть в географическом аспекте механизмы природной очаговости чумы, и мы затронем в этом плане лишь вопрос о значении для укоренения чумы размеров территории природных очагов.

Н. П. Наумов в ряде печатных работ (1954, 1954а, 1955, 1957) и докладов на совещаниях и конференциях по чуме развивает теорию «элементарных очагов» или «микроочагов» как формы сохранения возбудителей некоторых инфекционных заболеваний с природной очаговостью в неэпизоотические годы. Сходные представления были высказаны по отношению к чуме И. С. Тинкером (1940) об «очажках тлеющей инфекции», сохраняющихся в районах угасших эпизоотий чумы среди сусликов. С прекращением интенсивной эпизоотии возбудитель заболевания сохраняется в элементарных очагах до тех пор, пока снова создается обстановка, благоприятствующая обострению эпизоотии и ее широкому распространению за пределы микроочагов. Наличие таких микроочагов чумы показано Н. П. Наумовым и его соавторами для поселений серых сурков в Тянь-Шане и больших песчанок (Rhombomys opimus Licht.) в Северном Приаралье. При этом в Приаралье микроочаги были прослежены до шести эпизоотических сезонов подряд, т. е. в течение 3 лет, правда, при условии проведения работ по истреблению больших песчанок отравленной приманкой. Освобожденные от хозяев сложные норы-колонии большой песчанки быстро заселяются другими видами грызунов (Крылова, Варшавский, Беседин и Шилова, 1955), которые, подкармливая сохранившихся в норах блох, могут заболевать чумой, заражать новые генерации блох и поддерживать тем самым существование микроочагов. Значение притока свежего населения в зараженную популяцию как причины обострения эпизоотии показали экспериментальные исследования Топли (W. Topley, 1926).

Несомненно, что микроочаги являются существенным элементом в механизмах природной очаговости чумы, а в поселениях горных сурков, вероятно,— одним из основных элементов. Однако на равнинах роль микроочагов ограничивается, видимо, лишь тем, что их наличие удлиняет очередной эпизоотический цикл в данной местности. По мере прохожде-

ния времени после интенсивной эпизоотии число микроочагов, как отмечает сам Н. П. Наумов, неуклонно уменьшается, и спустя 1—3 года после эпизоотии микроочаги практически не удается обнаружить. Наряду с этим, в других частях природного очага могут выявляться интенсивные эпизоотии. Возникает, таким образом, необходимость вернуться к представлениям о «кочующей» чуме. Случаи распространения эпизоотий за один-два сезона на расстояние до 100 *км* доказаны недавно вполне достоверно (Федоров, Фенюк, Тихомирова, 1957).

Сопоставление этих данных с тем фактом, что все равнинные природные очаги чумы охватывают относительно большие территории, позволяет прийти к выводу, что наличие обширных пространств, заселенных основными носителями чумного микроба, является непременным условием сохранения природного очага чумы на равнинах, так как только значительные пространства земли могут обеспечить достаточную арену для перемещения по ней интенсивных эпизоотий.

Отсюда следует негативный тезис, что на малых изолированных территориях равнин возникновение стойкого природного очага невозможно даже при проникновении сюда эпизоотии извне. К энзоотии чумы в известной мере приложимо правило «обеднения островной фауны». Этим чума существенно отличается от ряда других зоонозов типа клещевого возвратного тифа или лихорадки папатачи, при которых роль основного источника возбудителя играют не только теплокровные животные, но и кровососущие членистоногие, т. е. переносчики (клещи, москиты), способные длительно сохранять в своем организме заразное начало и обеспечивать стойкое и длительное сохранение весьма ограниченных территориально элементарных очагов.

В свете сказанного становятся ясными причины приуроченности природных очагов «дикой» чумы к относительно мало обжитым человеком районам с преобладанием в них условий сухих степей и пустынь как жарких, так и холодных, высокогорных и скотоводческого уклада местного хозяйства (Ралль, 1944). Именно в таких местах имеются относительно непрерывные поселения тех видов грызунов, которые могут играть роль основных носителей чумного микроба — сурков, сусликов, песчанок. Наоборот, из ряда местностей чума отступила по мере развития в них земледелия, нарушившего непрерывность поселений ее основных носителей. С. М. Никаноров (1927) выразил эту мысль крылатой фразой — «чума бежит от культуры».

Ретроспективный анализ истории эпидемий чумы в Европе позволил В. Н. Федорову (1950) прийти к выводу, что еще в XVIII в. существовал обширный Европейский очаг чумы, охватывавший степи Украины, Венгерскую низменность, Верхнюю Германию, Балканы, Карпаты. Его реликтом являются современные Прикаспийские очаги. Еще раньше мысль о более широком распространении в прошлом энзоотии чумы, в частности о наличии ее в украинских степях, высказал И. Г. Иофф (1936). К этому взгляду присоединились также Ю. М. Ралль (1956) и Н. П. Миронов (1957) при рассмотрении вопросов палеогенеза чумы.

Заслуживает внимания тот факт, что в степях правобережья Дона энзоотия чумы угасла только в начале XX в. Западной границей очага Северо-Западного Прикаспия было принято считать р. Дон. Однако в 1912 г. в хуторе Пристенском Нижне-Чирского района и соседних хуторах и станицах, расположенных на правом берегу Дона, была вспышка чумы среди людей и наблюдался падеж сусликов. В 1929 г. В. М. Туманский (1930) обнаружил здесь и бактериологически диагностировал типичную эпизоотию среди сусликов с интенсивностью в 0,89% зараженности зверьков (рисунок, *IV*). Автор считает эту эпизоотию местной, а не заносной, так как на левом берегу Дона против хутора Пристенского эпизоотии не было. После 1929 г. чума на правобережье Дона не

появлялась. Нет оснований сомневаться, что эпизоотия 1929 г. была последним проявлением энзоотии чумы в степях правобережья Дона, угасшей с расширением распашки земель.

Поскольку существование энзоотии чумы обусловлено комплексом экологических и эколого-географических факторов, вполне естественно, что как зона природной очаговости чумы, так и особенно отдельные природные очаги обладают рядом черт, характерных для ареалов животных.

В пределах природного очага, наряду с постоянно энзоотичными по чуме территориями, имеются участки, свободные от чумы либо на тот или иной срок, либо постоянно. Так, за всю историю изучения чумы в Северо-Западном Прикаспии она ни разу не была зарегистрирована в обширной лощине Даван в Калмыцких степях. Не подлежит сомнению, что энзоотия чумы отсутствует на такырах Прикопетдагской предгорной равнины в Туркмении, поскольку на них нет постоянных поселений песчанок. Выявление врачами-бактериологами Г. М. Голковским и Е. В. Бунтиным на этих такырах в пределах Кизыл-Арватского района в 1953 г. зараженных краснохвостых песчанок, безусловно, было связано с такими редкими явлениями, как массовое размножение этих грызунов, их выселение за пределы обычных для вида биотопов и развитие среди них интенсивной эпизоотии чумы (Федоров, Фенюк, Тихомирова, 1957; Петров с соавторами, 1957).

К числу безусловно свободных от энзоотии чумы мест надо причислить оазисы и обширные солонцы и солончаки в Средней Азии, участки сыпучих барханных песков и тому подобные места, в которых отсутствуют поселения основных носителей.

Наряду с этим, в определенных районах очага, судя по частоте регистрации эпизоотий, чума укоренилась особенно прочно, например, в некоторых участках Гурьевской части Волжско-Уральских песков. Н. И. Калабухов (1949), И. М. Мамонтов (1957), Н. П. Наумов (1954, 1954а, 1955, 1957 и др.) приводят ряд признаков таких мест: совместные поселения разных видов грызунов и высокая интенсивность контакта между ними, что придает черты полигостальности очагу, стыки разных ландшафтов, мозаичный характер поселений основного носителя и т. п.

Таким образом, можно говорить о «кружеве» энзоотии чумы в пределах ее природного очага.

Границы природных очагов чумы, как и границы ареалов животных, изменяются во времени в связи с изменением ландшафтов, а также численности и характера поселений основных носителей. Возникающие изменения могут быть как длительными, когда чума укореняется на новой соседней территории или угасает в какой-то части очага без организованного вмешательства человека, так и временными, даже кратковременными, в виде, например, выноса эпизоотии за пределы райнов устойчивой энзоотии или на «стерильные» пятна внутри очага.

К уже приведенным мною примерам расширения и сокращения территории природных очагов можно прибавить факт угасания энзоотии чумы в Эльтоно-Баскунчакских степях, где она в сущности не регистрируется больше почти с момента ее открытия там И. А. Деминским в 1912 г. (Клодницкий, 1913), а также отход границы природного очага на правобережье Волги от г. Сталинграда на юг до р. Мишкова в период с 1914—1916 гг. до 30-х годов этого столетия (рисунок, *I*). В качестве примера территории, на которую время от времени выносятся эпизоотии из коренной части очага, можно назвать северную часть Урало-Кушумской степи, куда эпизоотии проникали в 1929 и 1941 гг. (выступ границы природного очага к северу близ г. Уральска; рисунок, *II*).

Таким образом, вероятнее всего, крайние северные пределы проявления эпизоотий не являются постоянной границей коренной территории природного очага, которая, видимо, лежит южнее, где-то на 48—49°

с. ш., и откуда при известных сочетаниях природных факторов эпизоотии временно распространяются в более северные районы.

Что же следует считать природным очагом чумы, учитывая флюктуации и длительные изменения границ очагов и наличие как на их периферии, так и в глубине свободных от постоянной энзоотии участков? В практических целях природным очагом и зоной природной очаговости надо считать всю территорию, на которой в той или иной форме в ближайшие годы проявлялась энзоотия чумы, включая и участки «выноса» эпизоотий за пределы районов устойчивой энзоотии. Естественная экологическая неоднородность разных частей каждого природного очага, определяющая проявление в нем разных форм эпизоотического процесса и разную степень прочности энзоотии чумы, не снижает значения в укоренении чумы пространства очага как целого и не исключает возможности развития эпизоотии при определенных условиях почти на каждом его участке. Наряду с этим, с той же практической целью важно детальное изучение структуры очага и значения в энзоотии и эпизоотологии чумы его отдельных участков как основы рациональной профилактики этого заболевания.

С оригинальными взглядами по вопросу о классификации природных очагов чумы в СССР и факторах ее очаговости выступил И. М. Мамонтов (1957). Оценив историю эпизоотий на Юго-Востоке, автор пришел к выводу, что «центрами энзоотии чумы» или «автохтонными очагами» могут быть лишь места смешанных поселений грызунов (например, сусликов и песчанок) при общем большом видовом разнообразии грызунов и эктопаразитов. Такие сочетания имеются, по И. М. Мамонтову, в прибрежных ландшафтах Каспийского и Аральского морей и оз. Балхаш, впадающих в эти водоемы рек в каких-то частях их течения, а возможно, и других крупных водоемов, типа Камыш-Самарских озер. Исходя из этой концепции, И. М. Мамонтов предполагает, что «... в равнинной части энзоотичной по чуме зоны СССР существуют только три резко обособленных автохтонных очага чумы: Прикаспийский, Приаральский и Прибалхашский, в каждом из которых имеются свои автономные участки с центрами энзоотии в прибрежных ландшафтах и с периферией, на которую от времени до времени выносится инфекция в виде кратковременных эпизоотий».

Не задерживаясь подробно на разборе этой гипотезы, отмечу все же, что она плохо согласуется как с приуроченностью многих природных очагов чумы к континентальным местностям, так и с представлениями об основных и второстепенных носителях чумы (Фенюк, 1939, 1944; Ралль, 1944; M. Baltazard, M. Bahmanyar, Ch. Mofidi et B. Seydian, 1952; Малафеева, 1957).

В заключение надо подчеркнуть, что правильное решение вопросов географии природных очагов чумы, вместе с изучением экологических факторов ее очаговости, имеет большое практическое значение для радикальной профилактики этого опасного заболевания.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева О. В. и Микулин М. А., 1957. Современное состояние вопроса о роли клещей надсемейства Ixodoidea в природной очаговости и эпизоотологии чумы, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.

Банников А. Г., 1954. Сурки Монголии, Уч. зап Моск. гор. пед. ин-та, т. XII.

Бибиков Д. И. и Бибикова В. А., 1955. К изучению каменки-плясуньи и ее эктопаразитов, Зоол. ж., т. XXIV, вып. 2.

Бочарников О. Н., Карпузиди К. С., Климченко И. З., Тер-Вартанов В. Н., Тинкер И. С., Шишкин А. К., Ширяев Д. Т., 1957. Опыт работ по ликвидации энзоотии чумы в очаге Северо-Западного Прикаспия, Научн. конф.

по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Гайский Н. А., 1930. Вопросы эпидемиологии и эпизоотологии чумы в связи с особенностями природы Казахского края, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. IX, вып. 1.
Дубинин В. Б., 1948. Значение миграций животных в распространении заболеваний. Изв. АН Казахск. ССР, № 43, сер. паразитол., вып. 5.— 1949. Птицы Даурской степи и их роль в распространении блох, Изв. Иркутского противочумн. ин-та Сибири и Дальн. Вост., т. VII.
Иванов А. И., 1945. Роль птиц в круговороте клещей в природе, Тр. Таджикск. филиала АН СССР, т. XIV, зоол. и паразитол.
Иофф И. Г., 1936. О географическом распространении сусликовых блох в связи с историей расселения сусликов, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. VI.— 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением, Орджоникидзевск. краев. изд-во, Пятигорск.— 1949. Изучение активности переносчиков, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 5.
Калабухов Н. И., 1932. Плотность заселения сусликами чумных районов Северо-Кавказского края и возможность сплошной очистки от сусликов, Тр. по защ. раст., сер. IV, вып. 2.— 1949. Значение грызунов как фактора природной очаговости некоторых инфекций, Зоол. ж., т. XXVIII, вып. 5.
Калабухов Н. И. и Раевский В. В., 1936. Цикл жизни малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) и закономерности в развитии чумной эпизоотии, IV. Экологические особенности малого суслика в различные периоды годового цикла, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XV, вып. 1.
Клодницкий Н. Н., 1913. Чума в Астраханской губернии, Русский врач, № 30, 31.
Крылова К. Т., Варшавский С. Н., Беседин Б. Д. и Шилова Е. С., 1955. О восстановлении численности большой песчанки после борьбы с нею, сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 4, Изд. ин-та «Микроб», Саратов.
Лавровский А. А. и Шатас Я. Ф., 1957. Анализ современных группировок животных Сулако-Терской равнины и факторы, обусловившие проникновение эпизоотий чумы в Дагестан, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. III 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Малафеева Л. С., 1957. К вопросу о значении восприимчивости полуденных и гребенщиковых песчанок к чуме и ее сезонных изменений в природной очаговости чумы, Там же.
Мамонтов И. М., 1957. О некоторых нерешенных вопросах эпизоотологии чумы в СССР, Там же.
Миронов Н. П., 1957. Возникновение и становление чумного очага Северо-Западного Прикаспия, Там же.— 1957а. Опыт эпизоотологического районирования чумного очага Северо-Западного Прикаспия, Там же.
Миронов Н. П., Тинкер И. С., Ширанович П. И., Шишкин А. К., 1957. Закономерности энзоотии чумы в очаге Северо-Западного Прикаспия, Там же.
Наумов Н. П., 1954. Типы поселений грызунов и их экологическое значение, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 2.— 1954а. Эпизоотологическое значение типов поселений грызунов, Тезисы докл. научн. сессии Мин-ва здравоохранения СССР, АМН СССР и Ин-та эпидемиол. и микробиол. им. почетн. акад. Н. Д. Гамалея АМН СССР по пробл. «Краев. эпидемиол. и природн. очаговость болезней человека», посвящ. 70-летнему юбилею акад. Е. Н. Павловского, Медгиз, М.—1955. Элементарные очаги инфекций в природных очагах болезней, Ж. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол., № 4.
Наумов Н. П., Жучаев А. А., Арсланова А. К., Жучаев А. Ф., Варшавский С. Н., Шилов М. Н., Беседин Б. Д., Подлесский Г. И., Крылова К. Т., Шилова Е. С., Комардина М. Г., 1957. Основные итоги эпизоотологического изучения приаральского участка Средне-Азиатского Равнинного очага за период с 1946 по 1956 г., Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II. 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Никаноров С. М., 1927. Новый эндемический очаг в пределах СССР, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. VI, вып. 1.
Павловский Е. Н., 1939. Природная очаговость инфекционных и паразитарных болезней, Вестн. АН СССР, т. X.— 1948. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней, т. II, Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1955. Состояние учения о природной очаговости болезней человека, сб. «Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология», Медгиз, Л.
Петров В. С., Егорова Р. П., Огнева Н. С., Нецентевич М. Р., Журавлева В. И., Жеглова Д. В., Тренина О. Ф., Гордиенко П. С., Куницкий В. Н., Плетнева Н. А., 1957. Основные итоги изучения эпизоотии чумы в Западной Туркмении в 1953—1955 г., Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Петров В. С. и Шмутер М. Ф., 1957. Особенности чумных эпизоотий в природных очагах разного типа, Там же.

Ралль Ю. М., 1944. Очаговость чумы на грызунах в свете эколого-географических представлений, Зоол. ж., т. XXIII, вып. 5.— 1956. Древнейшие предпосылки возникновения природных очагов чумы, Тр. н.-и. противочумн. ин-та Кавказа и Закавказья, вып. 1.
Ралль Ю. М., Тер-Вартанов В. Н. и Тифлов В. Е., 1957. Характерные особенности природной очаговости чумы в Восточном Закавказье, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Сергеев А. М., 1936. К вопросу о переносе блох птицами, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XV, вып. 3-4.
Скалон В. Н. и Тарасов П. П., 1946. К изучению причин и механизма чумной энзоотии в Монголии и Забайкалье, Уч. зап. Монгольск. гос. ун-та, т. II, вып. 2.
Тер-Вартанов В. Н., Гусев В. М., Бакеев Н. Н., Лабунец Н. Ф., Гусева А. А., Резник П. Н., 1954. К вопросу о переносе птицами эктопаразитов млекопитающих. I, Зоол. ж., т. XXXIII, вып. 5.
Тер-Вартанов В. Н., Гусев В. М., Резник П. А., Гусева А. А., Мирзоева М. Н., Бочарников О. Н., Бакеев Н. Н., 1956. К вопросу о переносе птицами клещей и блох. II, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 2.
Тинкер И. С., 1940. Эпизоотология чумы на сусликах, Ростов-на-Дону.
Туманский В. М., 1930. Результаты обследования сусликов в старом очаге чумы в районе хутора Пристенского, Эпидемиол. бюл., т. II, вып. 2-4, Изд. ин-та «Микроб», Саратов.
Федоров В. Н., 1950. К вопросу о существовании в прошлом в Европе природной очаговости чумы, Тр. юбилейн. научн. конф. Ростовск. противочумн. ин-та, Ростов-на-Дону.
Федоров В. Н. и Козакевич В. П., 1957. Современное распространение чумы в зарубежных странах, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Федоров В. Н., Рогозин И. И., Фенюк Б. К., 1955. Профилактика чумы, Медгиз, М.
Федоров В. Н., Фенюк Б. К., Тихомирова М. М., 1957. Эпизоотия чумы в Западной Туркмении в 1953 г., Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957., Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Фенюк Б. К., 1939. Экологические факторы очаговости чумы, Совещ. по паразитол. пробл. (природная очаговость трансмиссивных болезней), Тезисы докл. Изд-во АН СССР, М.—Л.— 1944. Экологические факторы очаговости и эпизоотологии чумы грызунов, I. Эндемия чумы как экологическая проблема, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., Сб. работ, посвящ. 25-летнему юбилею ин-та «Микроб», Саратов.— 1948. Экологические факторы очаговости и эпизоотологии чумы грызунов, II. Значение второстепенных носителей чумы, Тр. конф., посвящ. 25-летнему юбилею ин-та «Микроб», август 1944 г., Изд. ин-та «Микроб», Саратов.— 1954. Некоторые принципы противоэпидемической борьбы с грызунами — носителями инфекционных заболеваний с природной очаговостью, III экол. конф., Тезисы докл., ч. III, Киев.— 1957. Основные задачи в области тактики, организации и методики противоэпидемической борьбы с грызунами в природных очагах чумы, Научн. конф. по природн. очаговости и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний, 25. I—2. II 1957 г. Тезисы докл., Изд-во «Коммунист», Саратов.
Флегонтова А. А., 1951. Экспериментальное изучение инфекционного потенциала некоторых видов блох, паразитирующих на сусликах и песчанках, Тр. ин-та «Микроб», вып. 1.
Baťát F. a. Rosický B., 1954. Ptáci nižinného lesa, jejich pohyb a význam v přirodním ohnisky, Čescoslovenská parasitol., t. I.
Baltazard M., Bahmanyar M., Mofidi Ch. et Seydian B., 1952. Le foyer de peste du Kurdistan, World Health Org., vol. 5, No. 4.
Douglas J. R. and Wheeler C. M., 1943. Sylvatic plague studies, II. The fate of Pasteurella pestis in the flea, J. Infect. Diseases, vol. 72.
Eskey C. R. and Haas V. H., 1939. Plague in the western part of U. S. Infection in rodents, experimental transmission by fleas etc., Publ. Health. Rep., vol. 54, No. 32.
Jorge R., 1933. Summa epidemiologica de la peste, Bull Office intern. d'Hyg. publ., t. XXV, No. 3.
Robertson H., 1923. A possible explanation of the absence of bubonic plague in cold countries, Publ. Health Rep., vol. 38, No. 27.
Topley W., 1926. Three milroy lectures in experimental epidemiology, Lancet, No. 6.
Wheeler C. M. and Douglas J. R., 1941. Transmission studies of sylvatic plague, Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med., vol. XLVII, No. 1
Wheeler C. M., Douglas J. R. and Evans F. C., 1941. The role of the spread of plague, Science, vol. XCIV, No. 2450.

PROBLEMS OF GEOGRAPHY OF NATURAL PLAGUE HOMES

B. K. FENYUK

State Research Institute of Microbiology and Epidemiology of the South-East of the USSR (Saratov)

Summary

Within the range of the «zone of sylvatic plague» (N. 48—51° to S. 40°) separate «relatively autonomous natural homes» may be distinguished. Geographical or ecological barriers between them exclude the possibility of an every day exchange of plague microbe although such an exchange has undoubtedly taken place historically.

The author distinguishes three autonomous natural plague homes in the South-East of the European part of the USSR (see the fig.): the Right Bank of the Volga or North-Western Caspian Territory (I), Volga-Ural (II) and Transural one (III). The first is separated from the second by the Volga, the second is separated from the third by the Ural-river. Transural home is presumably independently connected with Central Asiatic plains enzootic area of plague. A small area near the village Pristensky (IV) where in 1912 some cases of plague in men, and in 1929 an epizootics in susliks took place are held by the author for the relic of an ancient natural plague home situated westward from the Don and extinguished in the XXth century with the development of agriculture.

Autonomy of separate natural homes enables to carry out their sanitation in succession without the danger of loosing the obtained result soon.

Natural plague homes possess a number of features characteristic to animal ranges; fluctuations and stable changes of borders (see figs. *1—4*), presence of areas free from permanent plague enzooty etc.

Within the ranges of the zone of sylvatic plague searches for epizootics are recommended in places where this infection has not yet been found out but where a landscape typical for plague, with its biocenose, is to be found on large areas.

In relatively small isolated rodent settlements plague cannot be established. This is one of the reasons why plain homes of sylvatic plague are restricted to such regions where the conditions of dry steppes and deserts, as well as cattle breeding as a branch of the activity of man are prevailing.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

О ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ АМПЛИТУДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВЫХ ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ ОРГАНИЗМОВ

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ и *В. А. ПИКУЛЕВА*

Лаборатория ихтиологии Московского государственного университета

«Прогресс философии обычно обусловливается мощной атакой на историческую традицию, когда люди чувствуют себя вынужденными оглянуться на пройденный путь и снова поставить основные вопросы, которые их отцы решали с помощью старых схем». С. Радхакришнан, Индийская философия (*1957, т. II, стр. 11*).

В статье «Об изменчивости организмов» один из авторов настоящей работы (Никольский, 1955) пытался показать, что: 1) индивидуальная изменчивость признаков у особей в популяции не независима от изменений условий среды, а находится в теснейшей связи с ними; она является (ее направленность и амплитуда) приспособлением к условиям жизни; 2) чем менее стабилен тот или иной элемент среды, приспособлением к которому является тот или иной признак, тем больше изменчивость признака и, наоборот, чем стабильнее условия жизни, тем меньше изменчивость популяции. По амплитуде изменчивости признаков в популяции мы можем судить об условиях жизни последней. К этим выводам автор пришел, в частности, в результате анализа изменчивости пескарей бассейна Амура и сопоставления ее с изменчивостью факторов среды.

В качестве дополнительных примеров приведем связь амплитуды изменчивости глаза снетка Рыбинского водохранилища и Белого озера (по данным Ю. Е. Лапина) с амплитудой прозрачности этих водоемов (по данным П. Л. Пирожникова) (табл. 1), а также связь амплитуды изменчивости длины кишечника индийских кефалей с числом компонентов в их пище (по K. K. Sarojini, 1954).

Из приведенных данных наглядно видно, что большая изменчивость диаметра глаза у снетка из Рыбинского водохранилища связана с большей изменчивостью прозрачности в этом водоеме по сравнению с Белым озером. Часто указывается, что у одной и той же популяции один признак не может быть более, а другой — менее изменчив, чем у другой популяции. В связи с этим мы приводим также данные по изменчивости верхней челюсти, которая оказывается менее изменчивой у снетка Рыбинского водохранилища. Таким образом, у одной и той же популяции один из признаков, связанный с более изменчивым фактором среды, может быть более изменчивым, а другой, связанный с менее изменчивым фактором,— менее изменчивым.

Чем разнообразнее потребляемая пища (как животная, так и растительная), тем больше амплитуда изменчивости кишечника, что видно из табл. 2.

Нам представляется, что приведенные дополнительные примеры подтверждают выявленную закономерность. В настоящей статье мы попытались также на примере двух популяций пескарей рассмотреть связь биологических различий особей в популяции с разницей в их строении.

Таблица 1

Изменчивость диаметра глаза и длины верхней челюсти снетка Osmerus eperlanus var. spirinchus Белого озера и Рыбинского водохранилища в сопоставлении с амплитудой прозрачности этих водоемов

Водоем	Диаметр глаза (в % длины головы)								Прозрачность		
	23,5—24,5	24,5—25,5	25,5—26,5	26,5—27,5	27,5—28,5	28,5—29,5	$M \pm m$	δ	мин.	макс.	средн.
Белое озеро	—	2	10	29	6	2	26,9±0,11	0,75	0,3	1,0	0,67
Рыбинское водохранилище	4	9	8	4	3	1	25,8±0,24	1,27	0,6	2,0	1,40

Водоем	Верхняя челюсть (в % длины головы)							
	40,5—42,5	42,5—44,5	44,5—46,5	46,5—48,5	48,5—50,5	50,5—52,5	$M \pm m$	δ
Белое озеро	11	24	9	5	—	1	44,24±0,14	1,98
Рыбинское водохранилище	13	12	3	—	—	—	42,79±0,26	1,38

Однако, поскольку опубликованная в 1955 г. статья Г. В. Никольского вызвала ряд возражений, то прежде чем перейти к изложению нашего фактического материала, мы должны ответить на сделанные замечания. Начнем с основных возражений, а потом рассмотрим более частные замечания отдельных авторов.

М. М. Камшилов (1957) утверждает, что представление об адекват-

Таблица 2

Изменчивость длины кишечника и разнообразие пищи у индийских кефалей Mugil parsia Hamilton (по K. K. Sarojini, 1954)

Водоемы	Изменчивость относительной длины кишечника в %	Число компонентов в пище	В том числе животных
Солоноватоводные — лагуны	188	34	4
Эстуарии — море	120—100	28—30	2

ной изменчивости есть идеализм и что только с позиций, признающих неопределенную изменчивость и естественный отбор случайно возникших у отдельных особей полезных изменений, можно дать материалистическое объяснение приспособлению.

В нашем представлении дело обстоит несколько иначе. Спор по вопросу об изменчивости идет между диалектико-материалистически и механистически мыслящими учеными. Мы считаем, что по механистическим представлениям, лежащим в основе эволюционной схемы Дарвина, в результате воздействия внешнего фактора возникают направленные в разные стороны изменения, среди которых случайно оказываются отдельные полезные. Особи, обладающие этими полезными свойствами, выживают, а не обладающие этими свойствами постепенно вымирают в результате внутривидовой борьбы с оказавшимися случайно более приспособленными особями.

Абсолютизация случайности приводит к отрицанию исторического развития как закономерного процесса, к сведению биологических закономерностей только к статистическим, к отрицанию специфики форм движения материи. Движущую силу развития Дарвин видел в отборе и выживании более приспособленных особей.

Нам представляется, что с диалектико-материалистической точки зрения движущая сила развития заключается в единстве организма и среды как единстве противоположностей. Другими словами, отношения организма и среды внутренне противоречивы, т. е. организм и среда неразделимы и одновременно находятся в состоянии непрерывной борьбы. Непрерывно приспосабливаясь, организм находит выход из противоречия со средой. Приспособление позволяет организму выжить в каждый данный момент, с тем чтобы вновь приспосабливаться в следующий. В этом — движущая сила развития. Взаимодействуя с новым или изменившимся элементом среды, организмы в популяции изменяются в определенном направлении. Если изменившийся организм окажется приспособленным к новым условиям, он выживет, если нет,— погибнет.

Естественно, что при таком понимании развития не может быть речи о более или менее приспособленном.

Мы считаем, что неопределенной изменчивости в понимании Дарвина в природе не существует. Конечно, возникающее под воздействием того или иного фактора изменение, не у всех особей в популяции абсолютно одинаково, имеется спектр изменчивости определенной широты, но все же изменчивость носит направленный характер. Сейчас даже генетики моргановской школы (A. Gustafsson, 1955; L. Ehrenberg, J. Granhall and A. Gustafsson, 1956) показали своими опытами, что в результате изменения характера воздействия может меняться как спектр изменчивости, так и ее направленность. Эти авторы (1956) пишут: «В принципе доказано, что спектр мутационных типов может быть смещен в различных направлениях. Так, например, это достигается путем изменения плотности ионов, начиная с минимальной, получаемой при применении γ-лучей Ca^{60} или β-лучей P^{32}, рентгеновских лучей и нейтронов различного происхождения и, наконец, плотно ионизирующих α-частиц, а также и изменения условий излучения, или применением мутагенно активных химикалиев. Таким путем можно регулировать и возникновение положительных мутаций, имеющих непосредственную ценность».

Ответ популяции на новый фактор среды сходен с ответом на близкий по характеру действия фактор, к воздействию которого популяция приспособлена. Например, при попадании на тело кислоты (фактор, к которому организм не приспособлен) организм реагирует так же, как при прикосновении к горячему предмету — путем образования защитной подушки в виде водяного пузыря. Если этот ответ на новый фактор окажется полезным, популяция сохранится, если нет,— вымрет. По нашему мнению, имеет место не пассивное изменение, а активный приспособительный ответ — активное взаимодействие организмов популяции со средой.

В частности, адаптивное изменение биотических признаков тоже может быть объяснено не как случайное возникновение и закрепление отбором. Например, образование крупных жучек с большим шипом у амурской калуги Huso dauricus (Georgi) как приспособление к большему воздействию хищников может быть объяснено следующим образом. Как известно, более интенсивный или, наоборот, замедленный рост жучек связан с наличием определенных солей в пище: чем больше солей в пище, тем крупнее жучки, чем меньше солей, тем меньше и величина жучек. Повышенное воздействие хищников на популяцию через разрежение ее приводит к улучшению питания остающихся особей, в том числе — к большему поступлению солей в их организм, а следовательно, к более интенсивному развитию жучек — защитных приспособлений против хищников в новых условиях.

Мы не будем спорить с М. М. Камшиловым, утверждающим, что Дарвин дал материалистическое объяснение возникновению приспособлений. По нашему мнению, это объяснение дано с позиций механистического материализма, и основное, т. е. как возникает новое,— Дарвин объяснил неверно. Причину возникновения нового он видел или в случайном неадекватном ответе на воздействие внешнего толчка или в каком-то стремлении к изменчивости. Маркс и Энгельс действительно говорят о том, что Дарвин нанес удар телеологии; однако это относится не к его учению о естественном отборе и неопределенной изменчивости как основе борьбы за существование (Маркс и Энгельс, Избранные письма, 1947, стр. 305), а к доказательству преемственности органических форм. Естественный же отбор и борьбу за существование Энгельс считал временными и несовершенными выражениями вновь открытого факта.

Совершенно произвольно М. М. Камшилов толкует высказывание Энгельса о реакции протоплазмы как о приспособлении, где Энгельс четко говорит, что если бы протоплазма не реагировала адекватно среде, то она погибла бы (Анти-Дюринг, 1950, стр. 321). М. М. Камшилов также неверно противопоставляет приспособление отбору. Конечно, неприспособленные особи погибают, а приспособленные сохраняются. Дело, однако, в том, что приспособление возникает не в результате отбора случайно оказавшихся более приспособленными особей, а в результате адекватного ответа популяции на воздействие среды. Напомним, что самое понятие более или менее приспособленных к одной и той же среде особей, как об этом говорил еще В. В. Васнецов (1953, стр. 91), глубоко ошибочно и лежит «...в центре мальтузианских взглядов Дарвина».

К. Г. Константинов[1] в статье «Направленная изменчивость и естественный отбор» утверждает, что хотя некоторые авторы, участвующие в дискуссии о видообразовании, и говорят, что имеется диалектико-материалистическая теория исторического развития органического мира, но никто, в том числе и Г. В. Никольский, ее не сформулировал, в то время как дарвинизм есть стройная и последовательная биологическая теория (Константинов, 1956, стр. 972). Нам эта точка зрения представляется глубоко ошибочной — сознательным стремлением не видеть новое, чтобы сохранить старое. Марксизм есть наука о законах развития природы и общества. В произведениях классиков марксизма сформулированы все основные общие положения марксистской теории исторического развития органического мира, и при этом сформулированы, как мы полагаем, значительно более четко, чем Дарвином положения его теории. Конечно, необходима дальнейшая разработка диалектико-материалистической теории исторического развития органического мира, но, по нашему мнению, это вовсе не значит, что не существует марксистско-ленинской теории развития органического мира. Ряд авторов в дискуссионных статьях по видообразованию достаточно четко показал принципиальную разницу марксистской теории исторического развития органического мира и дарвинизма. Напомним хотя бы статьи С. Г. Крыжановского, опубликованные в 1950 и 1953 гг., в первой из которых автор даже приводит сравнительную таблицу диалектико-материалистической и дарвинистической теорий развития. О том, что зоологи занимаются дальнейшей разработкой диалектико-материалистической теории развития, совершенно правильно говорит Б. Г. Иоганзен (1956). Наконец, в статье Г. В. Никольского «О некоторых вопросах проблемы вида» на конкретных примерах показана разница представлений Дарвина и классиков

[1] Когда настоящая статья уже была сдана в редакцию, в «Зоологическом журнале» (№ 6, 1957) появилась весьма содержательная статья Ю. Г. Юровицкого «К вопросу об изменчивости организмов», в которой автор правильно подвергает критике взгляды, развиваемые К. Г. Константиновым (1956). Наши замечания во многом совпадают с критикой Ю. Г. Юровицкого.

марксизма о ходе исторического развития органического мира, проблема вида, изменчивости и внутривидовых отношениях. Все эти основные звенья теории исторического развития органического мира марксизмом и дарвинизмом трактуются принципиально различно. Говоря, что дарвинизм есть современная прогрессивная теория исторического развития органического мира, К. Г. Константинов, видимо, забывает, что неотъемлемой составной частью дарвинизма является мальтусова теория внутривидовой борьбы и перенаселения — одна из наиболее реакционных современных теорий.

Мы полагаем, что основные различия между диалектико-материалистической и дарвинистической теорией развития можно свести в следующую таблицу (табл. 3).

Таблица 3

Диалектико-материалистическая теория развития	Дарвинистическая теория развития
Вид — объективная реальность, он реален и во времени и в пространстве.	Вид, как и другие таксономические категории,— условное понятие.
Основное значение для эволюционного процесса имеет групповая изменчивость, адекватная действию среды.	Основное значение для эволюции имеет случайная изменчивость единичных особей, вызываемая или стремлением к изменчивости, или возникающая в результате неадекватного ответа на воздействие внешних факторов.
Все свойства вида связаны со средой, являются приспособлением к среде.	У вида имеются как приспособительные, так и неприспособительные признаки.
Развитие есть разрешение внутренних противоречий, определяемых единством организмов и среды, есть перестройка системы связей организмов и среды. Филогенез есть закономерность приспособительный процесс, протекающий в единстве со средой.	Ведущим фактором исторического развития является внутривидовая борьба и выживание в результате отбора единичных, случайно оказавшихся более приспособленными, особей.
Развитие есть прерывный и непрерывный процессы перехода явления в свою противоположность. Развитие идет скачкообразно.	Развитие есть постепенно идущий процесс. Имеют место лишь незначительные замедления или ускорения этого процесса.

Интересно ометить, что английские философы-марксисты также считают построения Ч. Дарвина не диалектическими, а механистическими. Так, в письме к Г. В. Никольскому от 24 апреля 1957 г. автор ряда книг по марксистской философии Корнфорт (Maurice Cornforth) пишет: «Что касается Дарвина, то я не имел в виду, говоря о его теории естественного отбора, что он был диалектическим материалистом. Просматривая то, что я писал, я не думаю, что мог сказать это. Конечно, Дарвин не б ы л (подчеркнуто Корнфортом) диалектическим материалистом, его философская основа была скорее механистической и эмпирической; как большинство английских ученых, он уделял очень мало внимания какой бы то ни было философии; его безразличие к философии привело к ряду недоработок и сказалось в том, как он воспринял идеи Мальтуса. Но открытия Дарвина, как все значимые научные открытия, содержали важные данные, которые использованы в диалектическом материализме» [2].

[2] «As regards Darvin, however, I did not intend to imply in my references to his theory of natural selection that he was a Dialectical Materialist. And looking at what I wrote, I do not think that I did say that. Of course Darvin w a s n o t a dialectical materialist — his philosophical background was rather mechanistic and empiricist; but like most English scientists, he paid very little heed to philosophy of any kind, and this indifference to philosophy showed itself in certain crudities in his work, such as the way in which he accepted the ideas of Malthus. But Darvin's discoveries, like all important scientific discoveries, provide essential data upon which the dialectical materialist philosophy has to draw».

С подобной характеристикой теории Ч. Дарвина несомненно можно согласиться.

Поскольку мы разбираем в нашей статье вопросы изменчивости, то позволим себе несколько подробнее остановиться на марксистском и дарвинистическом понимании изменчивости.

По Дарвину и большинству современных генетиков моргановского направления, изменчивость является или результатом «стремления к изменчивости» или результатом неопределенного ответа на воздействие того или иного внешнего фактора. Случайное изменение, возникшее у единичных особей в популяции, случайно оказавшись приспособительным, может закрепиться в результате естественного отбора. Групповая изменчивость имеет подчиненное значение в историческом развитии.

Исходя из ленинской теории отражения (В. И. Ленин, Собр. соч., т. XIV, изд. 4-е, стр. 81) и высказываний Ф. Энгельса о реакции протоплазмы (Энгельс, Анти-Дюринг, 1950, стр. 321), мы считаем, что в марксистском понимании ответ популяции на воздействие фактора среды носит групповой, адекватный этому действию характер. Если появляется новый фактор, то популяция реагирует на него так, как она реагировала бы на действие наиболее близкого фактора. Если эта реакция на новый фактор окажется полезной, популяция сохранится в условиях действия нового фактора (или факторов), если нет, то популяция погибнет.

Переходим теперь к рассмотрению более частных замечаний, сделанных В. В. Алпатовым (1956), К. Г. Константиновым (1956) и М. М. Камшиловым (1957).

В отношении статьи В. В. Алпатова (1956) с сожалением приходится отметить, что он не внял призыву Г. В. Никольского внимательно анализировать материал своего противника. Желая во что бы то ни стало защитить свои представления, В. В. Алпатов в некоторых случаях допускает даже прямые искажения. Так, он утверждает, что Г. В. Никольский не указывает числа исследованных им плиоценовых окуней (Алпатов, стр. 374), в то время как таковое указано (Никольский, стр. 731). В. В. Алпатов упрекает Г. В. Никольского в том, что он не указывает числа экземпляров исследованных им пескарей. В статье об изменчивости этого, действительно, не сделано, но эти данные опубликованы ранее (Никольский, 1950), а также в недавно вышедшей монографии о рыбах Амура (Никольский, 1956, стр. 176).

Что касается необходимости вычисления ошибки коэффициента вариации, то мы полагаем, что в нашем случае это далеко не обязательно. Кроме разницы в показателях, иногда довольно значительной, указывающей на достаточность разницы и правомочность делаемых выводов, мы имеем, что не менее важно, определенную тенденцию изменения. В. В. Алпатов, видимо, не принял во внимание правило повторных совпадений, которое вполне оправдывает правомочность приведенных нами цифр без приведения их ошибок. Наконец, замечание о возможности сравнения Г. В. Никольским разновозрастных групп рыб, очевидно, предполагает полную неосведомленность Г. В. Никольского (Алпатов, стр. 374). В указанной выше статье 1950 г. и в монографии о рыбах Амура отмечено, что были исследованы рыбы от 6 до 13 *см* длины, а из ряда работ (например, Никольский, 1936, Бенареску, 1954, и др.) хорошо известно, что в пределах этих размерных групп исследованные признаки у пескарей не показывают возрастных изменений. Кроме того, следует указать, что одна проба (например, ингодинская) дает бо́льшую амплитуду изменчивости по одному признаку, а другая (например, болоньская) — по другому и, следовательно, все рассуждения о влиянии разновозрастности на бо́льшую амплитуду изменчивости и о сравнении разновозрастного материала теряют всякий смысл. Нам непонятно, почему В. В. Алпатов считает необходимым, чтобы Г. В. Никольский привел средние арифметические величины признаков (они приводятся в монографии о рыбах

Амура). К предмету, обсуждаемому в данной статье, они не имеют отношения.

В. В. Алпатов упрекает Г. В. Никольского в том, что он пользуется признаком амплитуды изменчивости, который В. В. Алпатов считает «...совсем непригодным для оценки неслучайности различий» (стр. 374). Это субъективное мнение В. В. Алпатова. Во всей ихтиологической литературе принято амплитуду изменчивости характеризовать крайними классами вариационного ряда (см., например, Берг, 1948—1949; Правдин, 1954; Андрияшев, 1954; Световидов, 1948, 1952, и др.).

Г. В. Никольский приводит амплитуду изменчивости не для суждения о случайности, а для характеристики ее связи с изменениями условий жизни. Амплитуду изменчивости он характеризует также коэффициентом вариации и средним квадратическим отклонением. Мы не можем согласиться с В. В. Алпатовым, что коэффициент вариации «...справедливо считается наилучшим и общепринятым показателем характеристики размаха индивидуальной изменчивости тех или иных признаков» (стр. 374). Нам кажется, что критика этого показателя А. А. Любищевым (1923), пожалуй, правильна и что более надежным показателем является среднее квадратическое отклонение, которое мы и приводим в своей работе и которое В. В. Алпатов из цитируемой им нашей таблицы (Алпатов, стр. 347) выкинул. По нашему мнению, А. А. Любищев (1923) правильно пишет, что «Критерием реальной изменчивости может считаться только стандартное уклонение» (1923, стр. 128). Сравнивая изменчивость признаков у особей сходных размеров, мы сочли необходимым воспользоваться как коэффициентом вариации, так и средним квадратическим отклонением.

В. В. Алпатов неверно считает клыки у жеребцов рудиментом (стр. 375). Если бы он видел, как кусаются жеребцы во время гона, то он знал бы о большой полезности для жеребцов клыков.

В. Б. Алпатов ошибочно приписывает Г. В. Никольскому утверждение, что в природе отсутствует отбор (Алпатов, стр. 375). Напомним, что на стр. 730 Г. В. Никольский пишет: «Отбор есть во всяком процессе...». Мы согласны с В. В. Алпатовым в том, что термин «творческая роль отбора» неудачен, но он введен не Г. В. Никольским, а ортодоксальными дарвинистами (см., например, Шмальгаузен, Проблемы дарвинизма, 1946, стр. 279 и др.). Мы считаем, что ничего нового сам по себе отбор «сотворить» не может. Однако этого вопроса Г. В. Никольский в критикуемой В. В. Алпатовым статье не рассматривал.

Переходим к ответам на замечания К. Г. Константинова (1956).

Прежде всего надо отметить, что К. Г. Константинов неточно излагает высказывания Г. В. Никольского о направленности изменчивости. Г. В. Никольский говорит о варьировании признаков в пределах видовой специфики, а К. Г. Константинов — о новообразованиях. Новообразование возникает в результате взаимодействия популяции и нового фактора или нового градиента фактора, к которому вид не приспособлен. Популяция определенным образом реагирует на это воздействие, но далеко не всегда эта реакция в новых условиях оказывается целесообразной. Как мы уже говорили, если ответ популяции окажется целесообразным, то популяция сохранится, если нет — вымрет. Примеры, приводимые К. Г. Константиновым, не опровергают взглядов Г. В. Никольского, так как не объясняют, почему возникает изменение, а то, что полезное изменение сохраняется, вряд ли нужно доказывать. Рассматривать все примеры подробно нет необходимости, остановимся лишь на немногих.

К. Г. Константинов удивляется, как может направленно изменяться цвет скорлупы у яиц кукушки под цвет яиц той птицы, в гнезда которой откладывает свои яйца кукушка. Но хорошо известно, что цвет скорлупы в значительной степени определяется той пищей, которой питается птица. Кукушка же подбрасывает свои яйца обычно в гнезда тех видов птиц, которые ее выкормили (Промптов, стр. 36). Таким образом, окраска яиц кукушки под цвет яиц хозяина объясняется очень просто, именно как результат, адекватный воздействию фактора изменчивости. Пример с пчелами опять-таки ничего не доказывает, так как хорошо известно, что при изменении пищи меняется и качество яиц у пчелиной матки. Столь же бездоказательны и другие примеры. Хорошо известно, что превращение листьев у растений в шипы и колючки происходит

в засушливых областях и вне воздействия травоядных животных. В одних случаях шипы являются защитным приспособлением, в других — нет. Ошибочно объясняет К. Г. Константинов и красную окраску глубоководных рыб. Существует мнение, что каратиноиды у рыб связаны с функцией дыхания. В глубинах, где красная окраска кажется темной, формы, окрашенные в красный цвет, могут жить, а в освещенной зоне (кроме соответствующих зарослей) они, будучи хорошо заметными, уничтожаются.

На остальных примерах, столь же неудачных, как и рассмотренные, мы позволим себе не останавливаться.

К. Г. Константинов, так же как и В. В. Алпатов, неверно приписывает Г. В. Никольскому отрицание наличия в природе отбора. Г. В. Никольский отрицает творческую роль отбора, а не его наличие. Нам осталось непонятным, почему К. Г. Константинов, признавая адаптивность всех видовых свойств, отрицает приспособительное значение амплитуды изменчивости видовых признаков. Вряд ли кто из систематиков будет отрицать, что амплитуда изменчивости признаков специфична для вида. У плотвы от 39 до 48 чешуй в боковой линии, а у вырезуба — от 53 до 63; это их видовое свойство, и непонятно, почему в отличие от всех других видовых свойств, по К. Г. Константинову, это свойство не имеет приспособительного значения. Защищая теорию Дарвина, К. Г. Константинов пришел к признанию того, что под давлением фактов должен был бы признать у Дарвина ошибочным, т. е. к признанию наличия у видов приспособительных и неприспособительных признаков. К. Г. Константинов неверно приписывает Г. В. Никольскому приоритет высказывания о наличии далектико-материалистической теории исторического развития органического мира. Об этом говорил еще В. И. Ленин. Классики марксизма были первыми учеными, «подвергшими теорию Дарвина ревизии» с диалектико-материалистических позиций. Об этом К. Г. Константинов, очевидно, забыл.

Переходим к рассмотрению замечаний М. М. Камшилова (1957), в лице которого мы имеем принципиального научного противника, отстаивающего цельную дарвиновско-моргановскую концепцию исторического развития.

Выше мы ответили на обвинение М. М. Камшиловым Г. В. Никольского в идеализме. Перейдем теперь к отзетам на более частные замечания. М. М. Камшилов понимает естественный отбор крайне широко и, исходя из своего (а не Дарвина) понимания, критикует высказывание Г. В. Никольского о роли отбора как «сита», отбирающего сходные по организации предметы. Отбор не может объяснить возникновение признака, он может объяснить только его сохранение. Об этом очень ясно говорит Энгельс: «Действительно, когда Дарвин говорит об естественном отборе, то он отвлекается от тех *причин,* которые вызвали изменения в отдельных особях...» (Анти-Дюринг, 1950, стр. 66, 67).

Позволим себе не останавливаться, за недостатком места, на полемике с М. М. Камшиловым по поводу его представлений о мутациях, наследственной и ненаследственной изменчивости, основном белковом субстрате воспроизводительных клеток и других понятиях. По этим вопросам шел, идет и будет идти спор между морганистами и мичуринцами и он не имеет прямого отношения к рассматриваемому вопросу об адаптивном значении амплитуды изменчивости. М. М. Камшилов обвиняет Г. В. Никольского в искажении Дарвина, но нам представляется, что не Г. В. Никольский, а М. М. Камшилов искажает Дарвина. Например, М. М. Камшилов говорит, что Дарвин, употребляя выражение «Natura non facit saltum», имел в виду не постепенность, а преемственность развития. Для ясности приведем всю цитату из Дарвина (1952): «Так как естественный отбор действует исключительно посредством накопления незначительных, последовательных, благоприятных изменений, то он не может производить значительных и внезапных превращений; он подвигается только короткими и медленными шагами. Отсюда правило «Natura non facit saltum», все более и более подтверждающееся по мере расширения наших знаний, становится понятным на основании этой теории» (стр. 436). На то, что Дарвин говорит именно о постепенности хода исторического развития, указывали многие и до Г. В. Никольского (см., например, И. В. Сталин, соч., т. I, стр. 309). Столь же необыкновенно приписывает М. М. Камшилов Г. В. Никольскому искажение высказывания Дарвина по вопросу об образовании приспособления. Если про-

смотреть хотя бы только стр. 114 и стр. 435 «Происхождения видов» (1952), ясно видно, что прав Г. В. Никольский, а не М. М. Камшилов. То же самое относится и к пониманию Дарвином роли среды. Сам Дарвин (Избранные письма, 1950, стр. 251) говорит, что недооценивал роль среды, а то, что он неправильно понимал влияние среды, видно из массы его высказываний (там же, стр. 177 и др.). Ученые, стоящие на позициях Вейсмана и Моргана, стремятся сейчас, вопреки фактам, приписать Дарвину признание значительной роли среды в историческом развитии, хотя сами подменяют роль среды отбором возникающих вне влияния среды мутаций.

Мы не будем здесь останавливаться на неправильном изложении М. М. Камшиловым представлений Г. В. Никольского о приспособлении. Г. В. Никольский нигде не говорит об абсолютном приспособлении, а наоборот, в ряде статей, излагая свое представление о приспособлении, специально подчеркивает, что всякое приспособление относительно, что всякое приспособление есть и приспособление и ограничение (Никольский, 1955, стр. 75). Г. В. Никольский нигде и никогда не возражал против смены функции у органов и в онтогенезе и в филогенезе, он возражал и возражает против наличия органов без функции. Г. В. Никольский никогда не претендовал на приоритет в формулировке понятия о видовой специфичности амплитуды изменчивости и изменении ее в связи с изменением условий жизни.

Г. В. Никольский в своей статье не касается вопроса происхождения мимикрии. Отметим, что происхождение мимикрии объясняется разными исследователями по-разному, в частности, серьезного внимания заслуживает трактовка возникновения мимикрии Гейкертингером (F. Heikertinger, 1954). М. М. Камшилов сомневается в том, что рыбы, имеющие усики разной длины, питаются разной пищей; однако это, как видно из приводимых ниже фактических материалов, именно так. Нам кажется, что статью М. М. Камшилова очень полезно прочитать тем ученым, которые утверждают, что морганизм есть искажение, а не развитие учения Дарвина. Нам представляется, что М. М. Камшилов своей статьей прекрасно показал, что представления Моргана и его последователей выросли из ошибочных представлений Дарвина и что правильно понять ошибки школы Моргана можно только, поняв ошибочность дарвиновских способов доказательства эволюции.

И М. М. Камшилов (1957) и К. Г. Константинов (1956) обвиняют Г. В. Никольского в том, что он занят «ниспровержением» учения Дарвина. Позволим себе внести некоторую ясность в этот вопрос и уточнить нашу точку зрения в отношении теории Дарвина. Мы глубоко убеждены, что теория исторического развития органического мира, созданная Дарвином, не есть диалектико-материалистическая теория развития. Диалектико-материалистическая теория исторического развития органического мира не есть развитие теории Дарвина как цельной концепции. Естественно, что отдельные элементы теории Дарвина в нее входят, но в снятом виде. Это положение мы и стремимся доказать.

Переходим теперь к рассмотрению нашего материала. Мы поставили себе целью выяснить, имеются ли различия в составе пищи у особей одной популяции, обладающих разной величиной признаков, и каковы эти различия.

В качестве материала мы взяли две пробы пескарей, добытых в Москве-реке выше Звенигорода (обе пробы взяты в одном заливе, первая — в начале июня, вторая — в конце июня 1955 г.).

По длине рыбы в пробах располагались в следующие ряды (табл. 4).

В качестве признаков были взяты длина усиков, диаметр глаза, длина рыла. Все эти признаки имеют значение при питании рыбы; таким образом, если наша исходная посылка об адаптивном значении амплитуды изменчивости правильна, то в определенных условиях должны выявиться

различия в характере питания у рыб с разной величиной этих признаков (табл. 5).

Из исследованных признаков четко выражена обратная корреляция между длиной рыла и диаметром глаза ($r = -68{,}3\%$) и менее четкая корреляция — между длиной усиков и диаметром глаза ($r = +22\%$). Мы

Таблица 4

Размерные ряды пескарей из Москвы-реки

№ пробы	Дата	Пол	8,0—8,5—9—9,5—10—10,5—11—11,5—12 *см*	*n*	*Mm*	σ
I	2.VI	♀	1 4 6 16 18 19 4 2	70	10,12±0,086	±0,72
		♂	— — 1 1 6 5 2 4	19	10,67±0,161	±0,70
II	26.VI	♀	1 1 13 30 37 10 3 1	96	9,97±0,056	±0,55
		♂	— 1 — 1 1 — — —	3	9,53	

остановимся на рассмотрении связи характера питания с относительной длиной усиков.

Определение компонентов пищи нами велось преимущественно до вида и лишь в некоторых случаях до более крупных систематических единиц. Такая обработка материала позволила наиболее полно отразить ширину спектра питания у пескарей различных групп. Показателем степени

Таблица 5

Характер изменчивости длины рыла, диаметра глаза и длины усиков у исследованных проб пескарей

№ пробы	Пол	Длина рыла в % от *l*				
		9,5—10—10,5—11—11,5—12—12,5—13	*n*	*M ± m*	σ	*C*
I	♀	— 4 5 12 22 21 6	70	11,69±0,075	±0,64	5,43
	♂	— — 1 7 5 5 —	18	11,59±0,108	±0,46	3,88
II	♀	1 13 18 32 19 13 —	96	11.19±0,063	±0,63	5,51
	♂	— 1 — 1 — — 1	3	11,50		
		Диаметр глаза в % от *l*				
		4—4,5—5—5,5—6—6,5	*n*	*M ± m*	σ	*C*
I	♀	6 32 25 6 1	70	4,94±0,049	±0,41	8,30
	♂	12 5 1 —	18	4,90±0,068	±0,29	5,92
II	♀	3 15 43 26 9	96	5,32±0,047	±0,46	8,65
	♂	— — — 2 1	3	5,96		
		Длина усиков в % от *l*				
		4,5—5—5,5—6—6,5—7—7,5—8—8,6	*n*	*M ± m*	σ	*C*
I	♀	— 2 8 21 25 7 6 1	70	6,55±0,074	±0,62	9,46
	♂	— 1 2 6 7 2 — —	18	6,39±0,120	±0,51	7,98
II	♀	2 1 12 22 24 24 10 1	96	6,65±0,07	±0,69	10,37
	♂	— — — — 1 1 1 —	3	7,17		

накормленности рыбы являлось отношение веса пищевого комка P к длине тела рыбы l, т. е. $\frac{P}{l}$.

В каждой пробе рыбы (самцы и самки отдельно) подразделялись на группы с различной длиной усиков. Так, первая группа «короткоусых» пескарей включала рыб, усики которых составляли 5—6% длины тела, вторая группа «среднеусых» — 6—7%, и третья группа «длинноусых» — 7—8% (табл. 6).

Таблица 6

Спектр питания пескарей

Потребляемый корм	% по частоте встреч	% по числу экз.		Потребляемый корм	% по частоте встреч	% по числу экз.	
Первая проба							
Chironomus sp.	57,5	26,45	57,38	Cryptochironomus из группы anomalus	28,7	0,46	11,11
Ordella sp.	73,5	11,78		Cryptochironomus из группы viridulus	24,0	0,52	
Ablabesmyia sp.	62,0	8,55		Cryptochironomus sp.	23,0	0,34	
Cricotopus sp.	87,0	10,6		Microtendipes sp.	32,2	0,9	
Ephemeroptera larvae (главным образом род Baëtis)	60,0	4,12	28,18	Polypedilum sp.	31,0	0,94	
Chironomidae puppae	80,0	3,95		Stictochironomus sp.	28,7	0,71	
Tanytarsus из группы gregarius	46,0	3,11		Eukiefferiella sp.	30,0	0,67	
Polypedilum из группы nubeculosum	43,6	2,96		Psectrocladius sp.	30,0	0,76	
Thienemanniella sp.	54,0	2,96		Pelopia sp.	28,7	0,55	
Tanytarsus sp.	50,0	2,13		Heleidae	37,7	0,56	
Ostrocoda	50,5	2,87		Trichoptera larvae	27,5	0,44	
Orthocladius semivirens	42,5	1,94		Hemiptera	24,0	2,58	
Коконы пиявки	43,6	1,46		Nematoda	28,7	0,63	
Procladius sp.	33,4	1,1		Cladocera	28,7	0,72	
Polypedilum breviantennatum	31,0	1,58		Hydracarina	26,5	0,33	
				Прочие *	Менее 20	Менее 1	
Вторая проба							
Limnodrilus sp.	92,0	67,89	67,89	Cryptoctironomus из группы anomalus	44,4	0,98	6,66
Polypedilum breviantennatum	79,5	6,8		Cricotopus sp	48,5	0,79	
Nematoda	86,5	4,6		Ablabesmyia sp.	39,0	0,59	
Tanytarsus из группы mancus	67,0	3,76		Heleidae	55,8	0,96	
Cryptochironomus из группы defectus	67.0	1,82	23,56	Каконы пиявки	32,0	0,79	
Cryptochironomus из группы viridulus	53,7	2,1		Ordella sp.	31,0	0,43	
Cryptochironomus из группы camptolabis	55,5	1,1		Chironomidae puppae	30,0	0,36	
Procladius sp.	45,4	1,24		Chironomus sp.	27,0	0,35	
Pelopia sp.	37,0	1,14		Paratendipes sp.	27,0	0,36	
Tanytarsus из группы gregarius	40,0	1,0		Orthocladiinae gen. 1. triquetra	24,7	0,38	
				Trichocladius inaequalis	21,6	0,43	
				Thienemanniella sp.	21,6	0,24	
				Прочие **	Менее 20	Менее 1	

* Менее 20% по частоте встречаемости и менее 1% по числу экземпляров составляют Cryptochironomus из группы defectus, Cryptochironomus из группы camptolabis, C. demeijerei, Einfeldia из группы carbonaria, Glyptotendipes sp., Limnochironomus из группы nervosus, Paratendipes sp., Tanytarsus из группы mancus, Tanytarsus из группы lobatifrons, Limnophyes sp., Orthocladius sp., Prodiamesa olivacea, Chironomidae in det., Diptera sp. (Simulium), Coleoptera larvae, Odonata larvae, Mollusca, Copepoda, Insecta sp., всего 90 видов.

** Следующие компоненты в питании пескарей встречаются редко и в небольших количествах: Cryptochironomus demeijerei, Cryptochironomus sp., Einfeldia из группы carbonaria, Glyptotendipes sp., Limnochironomus из группы nervosus, Polypedilum из группы nubeculosum, Stictochironomus sp., Stempelina из группы bausei, Zavrelia, Tanytarsus из группы lobatifrons, Lauterborniella brachylabis, Eukiefferiella sp., Orthocladius semivirens, Prodiamesa olivacea, Psectrocladius sp., Diptera larvae (Simulium), Trichoptera larvae, Coleoptera larvae, Ephemeroptera larvae (исключая род Ordella), Odonata, Ostracoda, ракообразные Hydracarina, всего 79 видов. Частота встречаемости этих компонентов не превышает 20%, а число экземпляров 0,2%, так что их можно считать случайной пищей.

Питание пескарей сильно разнится во времени: так, сравнивая первую и вторую пробы (табл. 6), можно заметить, что спектр питания рыб первой пробы (самки и самцы вместе) шире и представлен 90 видами пищевых организмов, при средней накормленности рыб $\frac{P}{l} = 2{,}07$.

Основной пищей рыб, составляющей около 60% всей пищи, являются личинки хирономид (Chironomus sp., Cricotopus sp., Ablabesmyia sp.) и личинки поденок рода Ordella. Частота встречаемости каждого из них свыше 50%. На втором месте по значению в питании стоит группа видов: личинки поденок, преимущественно рода Baëtis, личинки и куколки Chironomidae и Ostracoda. Из личинок Chironomidae сюда входят Tanytarsus из группы gregarius, Polypedilum из группы nubeculosum, Thienemanniella sp., Orthocladius semivirens и др.

Остальные компоненты большого значения в питании не имеют, частота встречаемости каждого — около 30%, число экземпляров составляет около 1%.

Питание пескарей второй пробы отличается несколькими признаками. Спектр питания их гораздо у́же — 79 видов, но накормленность выше, в среднем $\frac{P}{l} = 2{,}74$. Четко выделяется основная пища, состоящая преимущественно из червей рода Limnodrilus (свыше 60% всей пищи при высокой частоте встречаемости). Меньшее значение имеют свободно живущие Nematoda и личинки хирономид — Polypedilum breviantennatum, Tanytarsus из группы mancus, Cryptochironomus из группы defectuc, Cryptochironomus из группы viridulus, Cryptochironomus из группы camptolabis, Procladius sp. и др. (табл. 6).

Таким образом, как видно из приводимых данных, питание пескарей в начале и конце месяца различно. Виды, бывшие основной пищей пескарей первой пробы, у рыб второй пробы встречаются в незначительных количествах и настолько редко, что их можно считать случайными. Далее, высокая степень накормленности пескарей в конце июня, наличие у них единой преобладающей пищи и сокращение спектра питания позволяют предположить, что в это время обеспеченность пищей увеличилась за счет того, что Limnodrilus стал наиболее доступным кормом.

Перейдем к более детальному анализу питания пескарей с различной величиной усиков. Питание самок первой пробы характеризуется следующими особенностями (рис. 1). У «длинноусых» рыб четко выражена основная группа в питании: это преимущественно личинки рода Chironomus, закапывающиеся в грунт. Меньшее значение имеют личинки поденок рода Ordella; остальные компоненты не играют большой роли в питании. Спектр питания насчитывает 59 форм кормовых организмов, $\frac{P}{l} = 2{,}21$. «Среднеусые» пескари питаются в основном также личинками рода Chironomus, но процент последних от общей пищи уже гораздо меньше — 28; возрастает значение зарослевых форм личинок Chironomidae (роды Tanytarsus и Cricotopus) и личинок поденок рода Ordella. Обращает на себя внимание тот факт, что́ пища рыб этой группы наиболее разнообразна, спектр питания ее наиболее широк (79 видов) при степени накормленности, равной таковой у остальных групп пескарей $\left(\frac{P}{l} = 2{,}23\right)$ (рис. 2).

«Короткоусая» группа пескарей с длиной усиков, составляющей 5—6% от длины тела, имеет по сравнению с остальными группами пескарей своеобразный спектр питания. У этой группы рыб нет единой ярко выраженной преобладающей формы в питании или, вернее, их несколько. Так, большее значение в питании имеют личинки Chironomidae родов Cricotopus и Chironomus, меньшее — рода Ablabesmyia, личинки поденок Ordella и Ostracoda. Спектр питания пескарей этой группы самый узкий

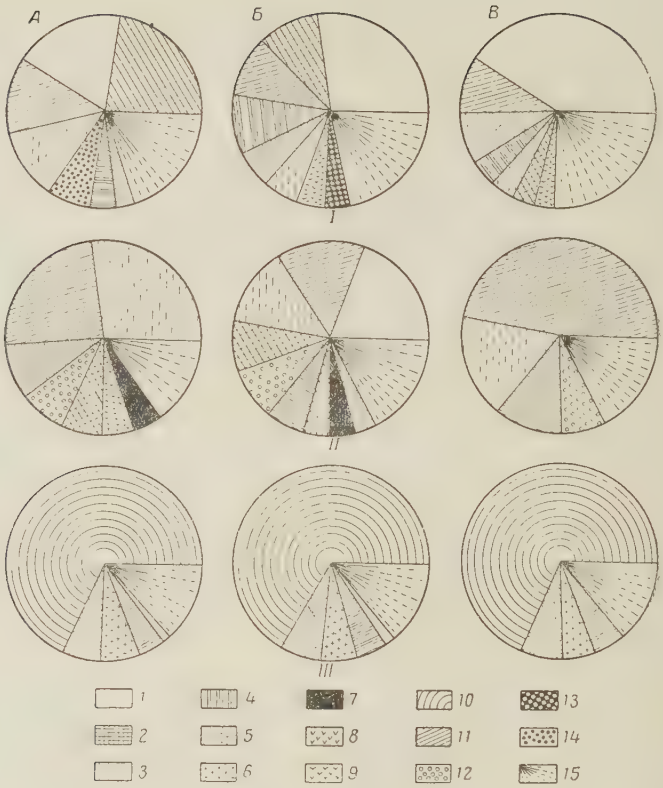


Рис. 1. Спектры питания пескарей в Москве-реке

I — спектр питания самок в начале июня, *II* — спектр питания самцов в начале июня, *III* — спектр питания самок в конце июня. *А* — «короткоусые» пескари, *Б* — «среднеусые» пескари, *В* — «длинноусые» пескари. Chironomidae larvae: *1* — род Chironomus, *2* — род Cricotopus, *3* — род Ablabesmyia, *4* — род Tanytarsus, *5* — род Polypedilum, *6* — род Cryptochironomus, *7* — род Thienemanniella, *8* — род Orthocladius, *9* — Chironomidae puppae, *10* — Oligochaeta рода Limnodrilus, *11* — Ephemeroptera larvae рода Ordella, *12* — прочие Ephemeroptera larvae, *13* — Hemiptera larvae, *14* — Ostracoda, *15* — прочие организмы

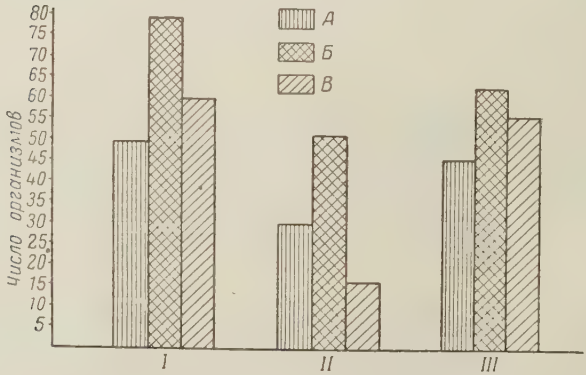


Рис. 2. Число пищевых организмов, встреченных в питании пескарей Москвы-реки

I — самки первой пробы, *II* — самцы первой пробы, *III* — самки второй пробы. *А* — «короткоусые» пескари, *Б* — «среднеусые» пескари, *В* — «длинноусые» пескари

(49 компонентов), степень накормленности $\left(\frac{P}{l} = 2{,}18\right)$ сходная с накормленностью пескарей предыдущих групп.

Таким образом, из рассмотренного материала по питанию самок первой пробы можно заключить, что наиболее широкий спектр питания наблюдается у «среднеусых» пескарей, наибольшие расхождения по харак-

Таблица 7

Различия в видовом составе пищи „длинноусых" и „короткоусых" пескарей

Пищевые организмы	„Короткоусые" пескари	„Длинноусые" пескари		Пищевые организмы	„Короткоусые" пескари	„Длинноусые" пескари	
Самки первой пробы							
1 Cryptochironomus из группы anomalus	+*	—	36%	14 Polypedilum sp. (gen. N 3 Lipina)	—	+	64%
2 Cryptochironomus in det.	+	—		15 Polypedilum из группы convictum	—	+	
3 Tanytarsus sexdentatus	+	—		16 Polypedium из группы scalaenum	—	+	
4 Limnophyes из группы pusillus	+	—		17 Tanytarsus из группы lobatifrons	—	+	
5 Coleoptera larvae	+			18 Orthocladius из группы saxicola	—	+	
6 Odonata larvae	+	—		19 Orthocladius sp.	—	+	
7 Diptera larvae	+	—		20 Psectrocladius medius			
8 Mollusca	+	—		21 Psectrocladius из группы dilatatus	—	+	
9 Camptocercus rectirostris	+	—		22 Hemiptera larvae	—	+	
10 Cryptochironomus из группы fuscimanus	—	+		23 Hydropsyche sp.	—	+	
11 Einfeldia из группы carbonaria	—	+		24 Chydorus sphaericus	—	+	
12 Glyptotendipes sp.	—	+		25 Insecta imago	—	+	
13 Paratendipes из группы albimanus	—	+					
Самки второй пробы							
1 Paratendipes intermedius	+	-	31%	14 Polypedilum из группы scalaenum	—	+	69%
2 Prodiamesa olivacea	+	—		14 Cricotopus из группы silvestris	—	+	
3 Orthocladius из группы saxicola	+	—		16 Orthocladius semivirens	—	+	
4 Orthocladius potamophilus	+	—		17 Psectrocladius medius	—	+	
5 Coleoptera imago	+	—		18 Orthocladius из группы rivulorum	—	+	
6 Diptera larvae	+	—		19 Psectrocladius из группы psilopterus	—	+	
7 Limnodrilus newaensis	+	—		20 Prodiamesa flabellata	—	+	
8 Alona affinis	+	—		21 Eukiefferiella quadridentata	—	+	
9 Cryptochironomus из группы conjugens	—	+		22 Baëtis sp.	—	+	
10 Glyptotendipes sp.	—	+		23 Potamanthus sp.	—	+	
11 Stictochironomus sp.	—	+		24 Donacia sp.	—	+	
12 Cryptochironomus in det.	—	+		25 Cyclops sp.			
13 Cryptochironomus borysthenicus	—	+		26 Argulus			

* + виды, встреченные в пище, — не встреченные.

теру пищи имеют «короткоусые» и «длинноусые» пескари. В то время как «длинноусые» пескари питаются преимущественно закапывающимися в грунт крупными личинками рода Chironomus и меньше — рода Ordella, «короткоусые» пескари питаются формами, обитающими на растительности (личинки Cricotopus, Ablabesmyia и Ordella), закапываю-

щимися в грунт личинками рода Chironomus и придонными пелагическими Ostracoda. У «короткоусых» пескарей в питании нет единой преобладающей формы, т. е. их питание меньше, чем у «длинноусых» связано с одним компонентом. В табл. 7 нами приведены виды, встреченные в питании только «короткоусых» или только «длинноусых» пескарей. Большее количество видов (64%) является специфичным для «длинноусых» рыб и меньшее (36%) — для «короткоусых».

Степень накормленности $\left(\frac{P}{l}\right)$ у всех пескарей первой пробы в среднем равна 2,22, колебания от 2,18 до 2,23. Несмотря на незначительное количество в первой пробе материала по питанию самцов (19 особей), удается отметить почти те же особенности, которые характерны для самок (рис. 1). «Длинноусые» пескари, имея небольшой спектр питания, в основном употребляют в пищу личинок поденок рода Ordella, реже в пище встречаются личинки рода Ablabesmyia. «Среднеусые» пескари имеют наибольший спектр — 53 компонента, основной пищей им служат личинки рода Chironomus и в меньшей мере родов Ablabesmyia и Ordella. «Короткоусые» пескари питаются преимущественно личинками рода Ablabesmyia и меньше рода Ordella; их спектр питания составлен 30 компонентами. Таким образом, у «среднеусых» пескарей наблюдается наибольший спектр питания. Преобладание в пище одного компонента лучше всего выражено у «длинноусых» пескарей. Степень накормленности у самцов меньшая, чем у самок в той же пробе, средняя для пробы $\frac{P}{l}$ =1,53, самцы питаются, очевидно, менее интенсивно.

Вторая проба пескарей, добытая 26 июня, по половому составу очень однообразна: 96 самок и 3 самца. Об особенностях питания последних мы ничего не можем сказать из-за недостаточности материала. Следовательно, говоря о пескарях второй пробы, мы будем иметь в виду только самок. Среди самок второй пробы нами также были выделены три группы рыб, различающиеся длиной усиков. Первая группа «короткоусых» пескарей включала особей с длиной усиков 4—6% длины тела — 15 рыб, вторая группа «среднеусых» с длиной усиков 6—7% — 45 рыб, третья группа «длинноусых» с длиной усиков 7—9% — 35 рыб.

Из рис. 1 видно, что спектры питания пескарей всех трех групп почти полностью совпадают. Так, все пескари второй пробы питаются преимущественно червями рода Limnodrilus и в меньшей степени — личинками Chironomidae — Polypedilium brevintennatum и Tanytarsus из группы mancus, но количество их не превышает 7% всей пищи.

Необходимо отметить, что степень накормленности пескарей второй пробы много выше, чем рыб первой пробы. Так, накормленность рыб второй пробы составляет в среднем 2,74 (колеблется от 2,41 у «короткоусых» до 2,95 у «длинноусых»), т. е. 132% накормленности рыб в первой пробе.

Здесь также сохраняется закономерность, отмеченная для самцов и самок первой пробы: спектр питания во второй пробе наиболее широк у «среднеусых» пескарей (63 компонента пищи), наименее широк у «короткоусых» (47 компонентов) (рис. 2). Из данных табл. 7 видно, что большее число видов (69%) встречено только у «длинноусых» пескарей, меньшее (31%) у «короткоусых». То же самое наблюдалось у рыб в первой пробе, где «длинноусые» имели большее число (64%) специфичных форм в пище, а «короткоусые» — меньшее (36%).

Необходимо также подчеркнуть, что в составе пищи «длинноусых» пескарей найдены формы (правда, немногочисленные), не встречающиеся в пище ни одной из других групп.

Это типичные русловые организмы — Orthocladius из группы rivulorum, Prodimesa flabellata, Cryptochironomus borysthenicus, Eukiefferiella quadridentata и др.

ВЫВОДЫ

1. При слабой и средней обеспеченности пищей наблюдается расхождение в составе компонентов питания у рыб с различной величиной признаков, связанных с питанием, что позволяет популяции в целом осваивать более разнообразные корма. Эта закономерность отмечена и для самцов и для самок.

2. При появлении в массовом количестве какого-либо вида корма (в нашем случае червей рода Limnodrilus) и при переходе на питание этим кормом разница в составе пищи у рыб с разным строением органов питания сглаживается. Здесь мы наблюдаем явление, сходное с тем, которое часто имеет место в природе: при появлении массового вида корма разные виды животных, питающиеся различным кормом, переходят на этот массовый вид корма. Это имеет место, например, у рыб при массовом лёте насекомых или у хищных рыб в Амуре в «корюшковые» годы. Сходное явление наблюдается у хищных млекопитающих и птиц при кочевках леммингов.

Если оценивать приведенные факты с точки зрения их значения для филогенеза, становится несомненным, что индивидуальная изменчивость не есть материал для внутривидовой борьбы и выживания наиболее приспособленных, что изменчивость особей в популяции имеет приспособительное значение, так как обеспечивает единство вида и его среды и сохранение вида как относительной морфобиологической стабильности.

Путем сравнительного анализа амплитуды изменчивости признаков у разных популяций можно составить себе представление о тех условиях жизни, в которых популяция существует. Мы считаем, что анализ амплитуды изменчивости признаков популяции должен стать важным приемом экологических исследований. Мы также глубоко убеждены в том, что амплитуда изменчивости признаков может быть использована и как производственный показатель для оценки условий выращивания рыб в прудовых хозяйствах, а также при таксации рыбохозяйственных угодий и оценке отдельных поколений промысловых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатов В. В., 1956. По поводу статьи Г. В. Никольского «Об изменчивости организмов», Зоол. ж., т. XXXV, вып. 3.

Андрияшев А. П., 1954. Рыбы Северных морей, Изд-во АН СССР.

Берг Л. С., 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР, т. I—III, Изд-во АН СССР.

Васнецов В. В., 1953. Целостность экологии вида у рыб, «Очерки по общим вопросам ихтиологии», Изд-во АН СССР.

Дарвин Ч., 1950. Избранные письма.— 1952. Происхождение видов.

Иоганзен Б. Г., 1956. О соответствии видовой формы животных условиям жизни. Уч. зап. Томск. гос. ун-та, № 27.

Камшилов М. М., 1957. Изменчивость и естественный отбор, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 2.

Константинов К. Г., 1956. Направленная изменчивость или естественный отбор, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 7.

Крыжановский С. Г., 1950. Теоретические основы эмбриологии, Усп. совр. биол., т. XXX, вып. 8(6).— 1953. О видообразовании, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 6.

Ленин В. И., 1953. Соч., т. XIV, изд. 4-е.

Любищев А. А., 1923. О критерии изменчивости организмов, Изв. Биол. н. и. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. I, вып. 7-8.

Маркс К., Энгельс Ф., 1947. Избранные письма, Госполитиздат, М.

Никольский Г. В., 1936. Материалы к познанию географической изменчивости пескарей Gobio gobio (L.) Северо-Восточного Казахстана и Западной Сибири, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. III.— 1953. О некоторых вопросах проблемы вида, Зоол. ж. т. XXXII, вып. 5.— 1955. О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 1.— 1955. Об изменчивости организмов, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 4.

Правдин И. Ф., 1954. Сиги водоемов Карело-Финской ССР, Изд-во АН СССР.

Промптов А. Н., 1941. Современное состояние гнездового паразитизма у птиц, Усп совр. биол., т. XIV, вып. 1.

Световидов А. Н., 1948. Трескообразные. Фауна СССР, т. IX, вып. 4.— 1952. Сельдевые. Фауна СССР, т. II, вып. 1.
Сталин И. В., 1946. Соч., т. I.
Шмальгаузен И. И., 1946. Проблемы дарвинизма.
Энгельс Ф., 1950. Анти-Дюринг, Госполитиздат, М.
Bănăresku P., 1954. Biometrische und systematische Studien an Gobio gobio auf Rumänen, Vestnik Čeckoslovenske zoologické společnosti Cvazek, XVIII číslo I.
Ehrenberg L., Granhall J. and Gustafsson A., 1956. The production of beneficial new hereditary traits by means of ionizing radiation, Proc. Intern. Conf. on the peaceful Uses of Atomic Energy, vol. 12. New York.
Gustafsson A., 1955. Studies of the experimental control of the mutation process, in Bacq and Alexander, Radiobiology simposium, London.
Heikertinger F. 1954. Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. Jena.
Sarojini K. K., 1954. The rood and feeding habits of the gray mullets (Mugil parsia Hamilton and M. speigleri Bleek), Ind. J. of Fisheries, vol. I, No. 1-2.

ON THE ADAPTIVE VALUE OF VARIABILITY AMPLITUDE OF INDIVIDUAL CHARACTERS AND PROPERTIES OF ORGANISMS

G. V. NIKOLSKY and *V. A. PIKULEVA*

Laboratory of Ichthyology, Moscow State University

Summary

The authors take as a basis the idea put forward by G. Nikolsky (1955) that:

1) Individual variability of characters in a population is not independent on environmental factors, its direction and amplitude being adaptations to the environment.

2) The less stable is any environmental factor to which a character of animals is adapted, the higher is the variability of this character, and vice versa. By the amplitude of the variability of characters in a population we may judge the conditions of existence of the latter.

In the paper presented the authors analyse adaptive significance of the variability amplitude of the relative size of oral barbels in gudjons Gobio gobio, and come to the following conclusions:

1) under the conditions of low or average food supply one can find difference in the composition of food components for specimens with different value of characters connected with food consumption (in our case — the barbels); this allows the population as the whole to use more various food. This regularity is characteristic both to the males and to the females.

2) If some kind of food appears in large amount (in our case Limnodrilus) and when fishes transit to feed mostly on this food the difference in the food composition of fishes with different structures of the organs connected with food consumption decreases.

Here we observe the same phenomenon which often takes place in nature: if a kind of food appears in mass quantity different species of animals feeding on different food transit to this mass food.

Our data confirm the statement that variability of individuals in a population has an adaptive significance.

We think that the analysis of the variability amplitude of characters in a population may serve as a method for the analysis of its conditions of life to which the characters are adapted.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

О КАЖУЩИХСЯ КОЛЕБАНИЯХ КОЛИЧЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА В ТЕЧЕНИЕ СУТОК

Н. М. ВОРОНИНА

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

В литературе неоднократно указывалось на существование различий в количестве зоопланктона на определенной станции, в зависимости от времени сбора. В большинстве случаев ночные уловы оказываются значительно (в 1,5—8 раз) больше, чем дневные. Такие различия наблюдаются по материалам тотальных вертикальных проб, по суммам фракционных ловов, а также по насосным данным. Подобные расхождения были констатированы Беренсом (H. Behrens, 1914) на оз. Сакровер, Руттнером (F. Ruttner, 1929) на Нижнем Лунцском озере, Вортингтоном (E. B. Wortington, 1931) на озере Виктория, Е. В. Боруцким (1949) на Белом озере в Косине, Кикучи (K. Kikuchi, 1930) для ряда японских озер и другими исследователями. Изменения количества рачков под единицей поверхности в течение суток были отмечены и нами (Воронина, 1955) при наблюдениях за вертикальными миграциями зоопланктона на Рыбинском водохранилище. Так, на суточной станции, проведенной 19—20 августа 1953 г. у о-ва Первомайка в Моложском отроге (материал собран И. А. Носовой), биомасса планктона в 4 часа превышала 8 *г/м*², а в дневное время была более чем в два раза ниже (рис. 1).

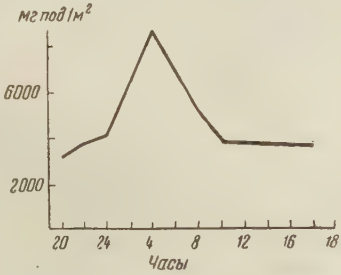


Рис. 1. Изменения биомассы планктона (в *мг* под 1 *м*²) в течение 19—20 августа 1953 г., по сетным данным

Сделан ряд попыток объяснить причины описываемых изменений. Бернс считает, что днем бо́льшая часть рачков сосредоточена в самых нижних слоях воды, вне сферы действия планктонной сети, и лишь вечером поднимается в пелагиаль, где может быть учтена. Франц (V. Franz, 1912), а позже Соутерн и Гардинер (R. Southern, A. Gardiner, 1926) высказали предположение, что в светлое время суток рачки видят сеть и активно ее избегают. Чем крупнее рачок, тем успешнее он должен уклоняться от поимки. К этой же точке зрения склоняется и Уллиот (P. Ullyott, 1939).

Иного мнения придерживается Е. В. Боруцкий (1949). На основании наблюдений на Белом озере в Косине он пришел к заключению, что количество рачков в течение суток резко изменялось здесь только в самых поверхностных слоях воды, а глубже оно было довольно постоянным. Это говорит о том, что вертикальные миграции выражены в водоеме слабо. Значительные колебания концентрации планктона у поверхности, по мнению автора, могут быть объяснены только горизонтальными перемещениями животных. Фактором, вызывающим эти изменения, служит более интенсивное вечернее охлаждение поверхностных слоев воды в литорали, чем в середине озера. Оно и заставляет рачков отходить от берега к центру водоема. Когда же температура на всей поверхности озера сравнивается и начинается прогрев береговых вод, рачки мигрируют обратно.

Сообщения о существовании значительных изменений количества зоопланктона в течение суток содержатся также в работах А. П. Сушкиной (1940, 1942). Но в противоположность всем упоминавшимся выше данным, характер колебаний, наблюдавшийся этим автором, различен и не имеет вида одновершинной кривой с ночным максимумом. А. П. Сушкина делает интересную попытку объяснить это явление. Зеркальная противоположность кривых изменения общего количества планктона в течение суток, с одной стороны, и интенсивности потребления пищи личинками и мальками сельди, с другой, послужили ей основанием для предположения о том, что выедание планктона рыбами служит одним из основных факторов, вызывающих уменьшение его концентрации (Сушкина, 1940). Причину восстановления исходной биомассы планктона в те часы, когда рыба не питается, автор предлагает искать в размножении и росте планктона.

Для того чтобы остановиться на какой-либо из вышеизложенных гипотез, нами в июне 1954 г. в Моложском отроге Рыбинского водохранилища (Дарвинский государственный заповедник) был проведен ряд наблюдений.

Материал и методика

С целью установить зависимость между характером суточных изменений количества планктона на станции и ее близостью к берегу, были взяты две серии фракционных ловов сетью Джеди на трех станциях по разрезу между левым берегом водохранилища у дер. Борок и о. Силон. Для вычисления величины придонных концентраций рачков были использованы материалы, собранные количественным тралом Грезе в разное время суток. Кроме того, для непосредственного учета мигрирующих рачков нами были сконструированы специальные ловушки. Последние очень напоминают хирономидные ловушки Е. В. Боруцкого (1939) и представляют собой конус диаметром 40—45 *см* у основания, сделанный из проволоки или гибких прутьев и обтянутый плотной тканью. На вершине конуса укреплена воронка, трубка которой сообщается с плотно закрытой банкой, наполненной водой (рис. 2). Ловушки подвешивались на неподвижном буйке на разных расстояниях от дна. При вечернем подъеме рачки, попавшие под конус, продолжали двигаться вверх, пока не оказывались в банке. Исходя из числа пойманных рачков, вычисляли количество их, проходящее при миграции через определенную поверхность на определенной глубине.

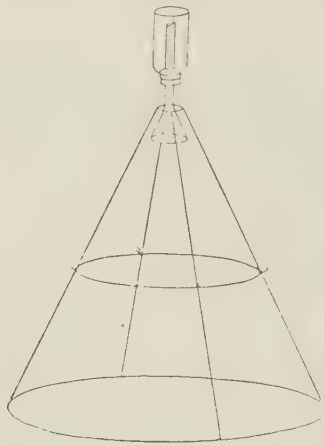


Рис. 2. Ловушка для количественного учета планктона при вечерней миграции

Количественная обработка проб проводилась общепринятым способом. Биомасса планктона вычислялась по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954). Коэффициент фильтрации сети был принят равным 2 (Воронина, 1955).

Изложение материала

Предварительные наблюдения за колебанием количества планктона в слое 2—0 *м* 7—8 июля позволили установить, что заметное нарастание биомассы рачков на поверхности начинается в июле лишь после 22 час. Количество планктона в наиболее темное время суток (24—2 часа) остается постоянным. Спуск основной массы рачков в нижележащие слои завершается ко времени восхода солнца.

24—25 июля между о. Силон (около дер. Борок) и левым берегом водохранилища были взяты две серии проб: вечером в 19—20 час. и ночью в 24—1 час. Пробы брались на трех станциях: станция I — на середине затопленного русла р. Лоши на глубине 5,7 *м* по горизонтам: 2—0, 4—2, 5—4 *м* и тралом у дна; станция II — в 10 *м* от берега о. Силон на глубине 2,5 *м*; станция III — в 10 *м* от левого берега водохранилища на глубине 2,5 *м*. Расстояние между крайними станциями составляло приблизительно 300 *м*. Во время наблюдений стояла тихая безветренная погода.

Получены следующие результаты. Вечером в 19—20 час. миграция, видимо, как и в серии от 7 июля, еще не началась. Максимум планктона

располагался в слое 5—4 *м*. По данным облова тралом, концентрация рачков у дна была очень невелика. Количество планктона на обеих прибрежных станциях было сходно и несколько превышало количество его в поверхностном слое на середине (рис. 3).

Ночью биомасса планктона на станции I на поверхности сильно возросла. Значительно увеличилась она и в промежуточном слое (рис. 3). Сильная убыль количества рачков, происшедшая за счет подъема всех основных компонентов планктона, наблюдалась в слое 5—4 *м*. В непосредственной близости от дна никаких ощутимых изменений не произошло. Общее количество планктона на обеих прибрежных станциях возросло значительно интенсивнее, чем на русловой станции.

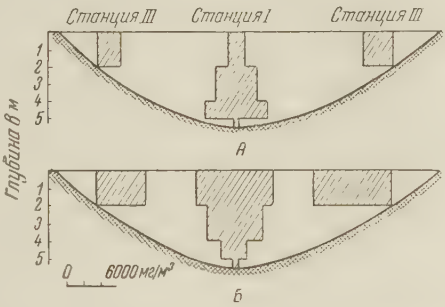


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона в (*мг/м*³) на разрезе у о. Силон 24—25 июля 1954 г.

А — 19—20 час., *Б* — 24—1 час

Распределение отдельных видов в разное время представлено в табл. 1.

Таблица 1

Биомасса планктона по материалам наблюдений 24—25 *июля* 1954 г. (в *мг/м*³)

Станция	Горизонт, *м*	Limnosida frontosa	Daphnia longispina hyaliana	Chydorus sphaericus	Leptodora kindti	Bythotrephes	Mesocyclops leuckarti	M. oithonoides	Копеподитные стадии Mesocyclops
				В 19—20 час.					
I	2—0	—	950	180	250	240	320	196	80
	4—2	400	1600	350	1517	160	200	196	80
	5—4	1926	3448	611	120	—	624	252	208
	5,7—5,5	14	175	46	34	—	34	22	12
II	2—0	612	1254	200	673	160	160	205	116
III	2—0	296	1484	340	120	—	120	28	100
				В 24 — 1 час					
I	2—0	2440	1960	580	2248	128	640	336	240
	4—2	2100	2300	260	1080	320	120	112	80
	5—4	320	2080	220	105	—	80	112	80
	5,7—5,5	89	284	33	31	—	43	22	10
II	2—0	531	1475	290	6356	320	199	162	106
III	2—0	964	2556	370	840	80	211	129	198

Обсуждение результатов

Попытаемся на основе собранных материалов и дополнительных литературных данных пересмотреть изложенные выше гипотезы о причинах колебаний количества планктона в течение суток.

Наши неоднократные дневные пробы тралом Грезе на разных участках водохранилища показали, что количество пелагических ракообразных в непосредственной близости дна очень невелико и всегда значительно ниже, чем в вышележащих горизонтах (Воронина, 1955). Таким образом, данные тралений отвергают предположение Беренса (1914), а также Вортингтона (1931) об опускании озерного мезопланктона днем на дно, как о причине суточных колебаний его количества в сетных ловах [1].

[1] Следует указать, что для некоторых видов морского макропланктона такие опускания хорошо известны (M. V. Lebour, 1924); иногда они могут участвовать в возникновении обсуждаемых изменений.

Материалы для суждения о существовании горизонтальных миграций планктона дают наши сборы от 24—25 июля. Как видно из рис. 3, увеличение общего количества планктона в ночных уловах, по сравнению с дневными, происходило не только в пелагиали, но и у обоих противоположных берегов. Наблюдения за изменением распределения планктона на разных станциях в течение суток имеются также в работе П. С. Гальцова (1914). Данные этого автора, как и наши, свидетельствуют против попытки объяснить увеличение общего количества планктона в пелагиали перемещениями из литорали. При наличии подобных перемещений следовало бы ожидать уменьшения количества планктона у берегов, чего в действительности не наблюдалось.

Причиной предполагаемых горизонтальных миграций Е. В. Боруцкий считает более интенсивное охлаждение поверхностных вод у берега, чем на глубине. Но, по нашим наблюдениям, наибольшая разница между поверхностной температурой воды в литорали и пелагиали летом после захода солнца не превышала 4°. Сходные цифры приводятся Г. Ю. Верещагиным (1932).

Судя по работе М. Ф. Соколовой (1952), посвященной термотаксису планктонных ракообразных, подобные различия недостаточны, чтобы вызвать перемещения животных на десятки метров.

Нельзя принять и гипотезу о выедании планктона как основной причине регулярных колебаний его биомассы в течение суток. Как уже указывалось, суточные колебания величины планктонных уловов наблюдались в очень различных водоемах; несомненно, что для объяснения этого явления следует искать причину, единую для всех них. Однако далеко не во всех водоемах существует интенсивное потребление планктона. Например, в Белом озере в Косине, где амплитуда колебаний численности рачков очень велика, планктофаги отсутствуют.

Сопоставление убыли планктона с рационом рыб тоже показывает невозможность такого объяснения. Например, на станции 24—25 июля убыль планктона составляла 12 *г/м*^{2}, в то время как разовый рацион снетка (по данным И. А. Носовой) был равен 0,03 *г*. Значит, чтобы произвести подобные опустошения, потребовалась бы стая рыб плотностью 400 экз/*м*^{2}, или 70 экз/*м*^{3}, что вряд ли может быть правдоподобным.

Процентный состав пищи планктофагов и состав «исчезающего» днем планктона не тождественны. Например, Ch. sphaericus в рационе синца, снетка и ряпушки — основных планктофагов Рыбинского водохранилища — составляет (по данным И. А. Носовой) 0,03% по весу, а повышение его качества в ночных уловах равно 9% и более.

Основное же возражение против обсуждаемой гипотезы заключается в невозможности представить себе источник восстановления двух-восьмикратной дневной убыли планктона в ночное время, так как даже при оптимальных условиях дафнии за сутки могут приращивать лишь половину своей биомассы (J. Green, 1956).

Итак, выедание планктона рыбами, имеющее, несомненно, большое влияние на динамику его численности и распределение в некоторых водоемах, не может быть признано причиной регулярных суточных колебаний количества рачков.

Таким образом, наши материалы говорят не в пользу трех обсужденных выше гипотез колебания биомассы планктона в течение суток.

Если принять ночную биомассу планктона за 100%, то разница между ночным и дневным количеством рачков под единицей поверхности, выраженная в процентах, будет показывать величину недолова планктона в светлое время суток. Этот показатель для русловой станции 24—25 июля составляет 36, а для прибрежных — 52,7 и 61,4%, т. е. значительно выше. Объяснить этот факт можно с точки зрения, высказанной Францем. Видимо, на более глубокой станции I рачки избегали сети

только в верхних, хорошо освещенных, горизонтах[2], тогда как глубже данные уловов не зависели от времени суток. Поэтому в целом процент ошибки из-за этого фактора на русловой станции был заметно меньше, чем на мелких прибрежных станциях, где освещенность была значительной и у дна.

В пользу представлений об активном избегании рачками сети говорят и некоторые другие данные.

При сравнении интенсивности ночных перемещений рачков, по данным сетных ловов (разность между дневной и ночной биомассами планктона) и количеству их, попадавшемуся в ловушку в придонном слое воды, оказалось, что оба метода дали очень сходные величины. При сравнении же количества планктонов, пришедших на поверхность (в слой 0—2 *м*), учтенного по разности ночной и дневной сетной биомассы, с количеством их, оказавшимся в ловушке, обнаружились большие различия: сетные данные в 3,5 раза превосходили результаты, полученные вторым методом.

Мы полагаем, что эти данные могут быть истолкованы следующим образом: ловушки дают правильное представление о количестве планктона, проходящего через определенное сечение воды. Этого нельзя сказать о сетных данных. В верхних, хорошо освещенных, горизонтах воды днем существует значительный недолов планктона сетью, вследствие чего представление об интенсивности суточных миграций рачков по разности ночных и дневных биомасс в этом горизонте значительно завышено. В придонных, слабо освещенных, слоях воды утерь планктона от указанного фактора нет, и суточные различия в уловистости сетей менее значительны или совсем отсутствуют.

Таблица 2

Интенсивность избегания планктонной сети в светлое время разными видами рачков

Вид	24—25 VII 1954 г.	19. VIII 1953 г.	Вид	24—25. VII 1954 г.	19. VII 1953 г.
	Разность между ночным и дневным колич. рачков под 1 $м^2$ в %			Разность между ночным и дневным колич. рачков под 1 $м^2$ в, %	
Leptodora kindti	44,0	92,0	Diaptomus gracilisu D. graciloides	нет данных	24,2
Bythotrephes	11,0	75,0	Mesocyclops oithonoides	~0	—
Limnosida frontosa	69,0	74,5	M. leuckarti	~0	нет данных
Daphnia longispina hyalina	21,6	42,8	Копеподитные стадии Mesocyclops	—	~0
Chydorus sphaericus	9,0	28,5	Копеподитные стадии Diaptomus	нет данных	~0

В табл. 2 приводятся данные по интенсивности дневного избегания сети (так могут быть названы употреблявшиеся выше показатели недолова) основными компонентами планктона от 24—25 июля 1954 г. и 19—20 августа 1953 г. (более подробно см. Воронина, 1955).

Как видно, показатели избегания сети на обеих станциях в общем сходны: наибольший недолов днем отмечается для крупных пелагических рачков — Leptodora, Limnosida, Bythotrephes. Интенсивно избегает поимки и Daphnia longispina hyalina. Из копепод наибольшая активность обнаружена у Diaptomus. Напротив, у мелких рачков и их копеподитных стадий суточные колебания либо выражены слабо, либо вовсе отсутству-

[2] К сожалению, мы не располагаем никакими фотометрическими данными для времени наших работ, но, судя по тому, что в этот период наблюдалось интенсивное «цветение» сине-зелеными водорослями, можно утверждать, что освещенность резко падала с глубиной.

ют. Исключениями из этой закономерности являются лишь непомерно высокая цифра для Chydorus 19—20 августа и, видимо, заниженный показатель для Bythotrephes 24—25 июля. В последнем случае причина ошибки заключается, вероятно, в низкой численности этого вида в период наблюдений. Действительно, на соседних станциях в те же сутки процент дневного избегания сети Bythotrephes составлял 40% и больше. При сравнении данных по обеим станциям обращает на себя внимание то, что показатели недолова по всем видам для станции, где наблюдения проводились 19—20 августа, значительно выше, чем для другой (24—25 июля). Это можно объяснить тем, что в первом случае ночные ловы сравнивались с дневными, а во втором — с вечерними, взятыми в то время, когда солнце близилось к закату и освещенность, а вместе с ней и активность избегания сети уменьшились.

Однако не все из имеющихся данных свидетельствуют в пользу объяснения суточных колебаний количества планктона избеганием рачками сети благодаря ее видимости в светлое время суток. В материалах П. С. Гальцова (1914), Руттнера (1929) и Кикучи (1930) значительное увеличение концентрации планктона ночью отмечалось и при работе с насосом. Эти факты говорят о том, что причина избегания рачками орудий лова не может быть целиком отнесена за счет восприятия их органами зрения. Мы полагаем, что явление дневного недолова планктона есть результат фотокинеза — повышенной активности его компонентов на свету и, в частности, усиленного отрицательного реотаксиса и более быстрой реакции на движущиеся предметы.

Изложенные выше соображения основаны на материалах, относящихся только к пресноводным водоемам. Для того чтобы выяснить, существуют ли суточные различия в уловах планктонных сетей в морях, нами был просмотрен ряд работ, содержащих данные круглосуточных наблюдений. К сожалению, лишь немногие из них могут быть использованы, так как большинство суточных наблюдений проводится в дрейфе, в результате чего пробы в разное время на одной и той же станции берутся не в одной и той же точке. Кроме того, многие авторы приводят свои данные не в абсолютных показателях, а в процентах, что также препятствует их использованию. Тем не менее, ряд работ, как и следовало ожидать, свидетельствует о существовании колебаний величины уловов планктона в зависимости от времени суток. На это указывают Мотода и Анраку (S. Motoda, M. Anraku, 1954), Кинг и Хида (J. King, T. Hida, 1954) (цит. по предыдущей работе), а также члены Индо-Тихоокеанского конгресса в январе 1954 г. Интересно, что аналогичные суточные изменения описаны и для личинок пелагических рыб (J. P. Bridger, 1956). Судя по материалам Е. Б. Куликовой (1954) (расчет наш), количество организмов на станции в Беринговом море, где были проведены наблюдения 16—17 июня 1952 г., по сумме фракционных ловов, днем, по данным сети БР, составляло лишь 28,5%, а по ихтиопланктонной сети — 50,7% от ночного. Численность копепод, преобладающих в планктоне, в дневных уловах была равна соответственно 27,8 и 50% ночных, количество же более крупных планктонов — эвфаузиид, амфипод и мизид — увеличивалось в темное время на сотни процентов.

Специально обсуждаемому вопросу посвящена работа Мотода и Анраку (1955). Однако в ней авторы методически неверно подходят в решению проблемы: они сравнивают между собой серии ступенчатых ловов и, таким образом, смешивают результаты вертикальных миграций и суточных изменений количества планктона, что делает их выводы неприемлемыми.

Проведенный обзор свидетельствует о том, что колебание величины планктонных уловов в течение суток как результат фотокинеза является общей закономерностью, присущей всем водоемам. Несомненно, что этот факт имеет большое методическое значение и требует дальнейшего вни-

мательного изучения. По-видимому, величина дневного недолова планктона может быть очень различной в зависимости от ряда причин. Среди них существенное значение имеют интенсивность освещения и прозрачность воды, от которых в прямой зависимости находится активность избегания сети рачками. Немалое влияние, как было показано, принадлежит и качественному составу планктона. Характер вертикального распределения животных также сильно сказывается на величине уловов: при глубинном максимуме планктона (когда основная масса его концентрируется в слабо освещенных горизонтах) расхождение между дневной и ночной биомассой будет меньше, чем при поверхностном. Наконец, на величине суточных колебаний планктона, несомненно, сказывается специфика орудий лова (диаметр входного отверстия сетей, быстрота их подъема и др.). Указанные обстоятельства делают необходимыми сравнение суточной эффективности разных орудий лова и попытку вычислить хотя бы приблизительные поправки к получаемым днем данным, исходя из «ночного количества» планктона, его состава и распределения.

ЛИТЕРАТУРА

Боруцкий Е. В., 1939. Динамика биомассы Chironomus plumosus в профундали Белого озера, Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 22.— 1949. К вопросу о суточных миграциях ракообразных в озерах, Вестн. МГУ, № 3.

Верещагин Г. Ю., 1932. Суточный ход некоторых гидрологических элементов на озере Байкал и его лимнологическое значение, Тр. Байкальск. лимнол. ст., т. 2.

Воронина Н. М., 1955. Зоопланктон северных отрогов Рыбинского водохранилища и его кормовое значение, Канд. дисс.

Гальцов П. С., 1914. Исследование Косинских озер, Изв. импер. об-ва любит. естествозн., т. 98, № 11-12.

Куликова Е. Б., 1954. Сравнительная уловистость нескольких типов планктонных сетей, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 11.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., 1954. Средние веса водных беспозвоночных, Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.

Соколова М. Ф., 1952. К изучению термотаксиса планктонных организмов, Изв. ВНИОРХ, т. 30.

Сушкина А. П., 1940. Питание личинок проходных сельдей в реке Волге, Тр. ВНИРО, т. 14.— 1942. Питание сеголеток черноспинки в районе Саратова, Изв. АН СССР, № 5.

Behrens H., 1913—1914. Quantitative Planktonstudien vom Sakrower See, Arch. Hydrob., 9, Nr. 3.

Bridger J. P., 1956. On day and nigth variation in catches of fish larvae, J. du Conseil, vol. 22, No. 1.

Franz V., 1912. Zur Frage der Vertikalwanderung der Planktontiere, Arch. Hydrob., 7.

Green J., 1956. Growth, size and reproduction in Daphnia (Crustasea: Cladocera), Proc. Zool. Soc. London, vol. 126, No. 2.

Indo-Pacific Fisheries Council Proc., Sect. 1, Marine plankton, 1954.

Kikuchi K. A., 1930. Comparision of the diurnal migration of plankton in Japanese lakes, Mem. of the college of Kyoto Imp. Univ., ser. B. vol. 5 (1).

King J., Hida T., 1950—1952. Variations in Zooplankton abundance in Hawaiian waters.

Lebour M. V., 1924. The euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth and their importance as herring food, J. Marin. Biol. Assoc., vol. 13, No. 2.

Motoda S., Anraku M., 1954. Daily change of vertical distribution of plantkon animals near western entrance to the Tsugao strait, northern Japan., Bull. of Fac. of Fish, Hokkaido Univ., vol. 5, No. 1.— 1955. Further observation on the daily change in amount of catches of plankton animals in vertical hauls, Bull. of Fac. of Fish. Hokkaido Univ., vol. 6. No. 1.

Ruttner F., 1929. Das Plantkon des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit während der Jahre 1908—1913, Int. Rev. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. 23, No. 1—4.

Southern R., Gardiner A., 1926. The seasonal distribution of the Crustacea of the plankton in Lough Dery and the river Shannon, Dep. Fich., Ireland Scientif. Invest., No. 1.

Ullyott P., 1939. Die täglichen Wanderungen der planktonischen Süsswassercrustaceen, Int. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 38, Nr. 3-4.

U. S. Fish and Wildlife Serv., Sp. Sci. Rep. Fish., No. 118, 1954.

Wortington E. B., 1931. Vertical movements of fresh-water macroplankton, Int. Rev. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. 25, Nr. 2.

ON APPARENT DAILY FLUCTUATIONS OF THE AMOUNT OF PLANKTON

N. M. VORONINA

Chair of Invertebrate Zoology, Moscow State University

Summary

On the basis of both the materials collected in Rybinsk water reservoir and the literary data hypotheses on the cause of fluctuation of the amount of plankton at the same station during 24 hours are discussed. We used Grese's trawl designed for quantitative estimation of plankton in the immediate vicinity of the bottom. These trawls showed the erroneousness of Behrens (1914) supposition on the concentration of the bulk of plankton by day at the bottom, i. e. at depths greater than those at which sampling could be performed by the net. Vertical catches at different stations carried out at day and night proved the absence of horizontal plankton migrations supposed by Borutsky (1949). Comparison of the amount of the plankton «disappearing» by day with the amount of it consumed by fishes during this time as well as the rate of increase of Crustacean biomass disproved the supposition that daily plankton fluctuations are due to its eating down by fishes. A number of data at first sight would appear to support the supposition of Frantz (1912) that Crustaceans actively avoid the net during the day, when the net is visible. However, the fact that daily catches of plankton are small also when sampling with a pump contradicts this hypothesis. The conclusion is drawn that the fluctuation of the amount of plankton according to the time of the day is a result of the photokinesis, i. e. increased activity at light, and, in particular, of the increased negative rheotaxis.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

НОВЫЕ ВИДЫ МЕРМИТИД[1]

П. А. ПОЛОЖЕНЦЕВ и А. К. АРТЮХОВСКИЙ

Воронежский лесотехнический институт

В результате анализа нематод, полученных при вскрытиях насекомых и обнаруженных при раскопках почв в лесах Воронежской области, а также собранных М. С. Гиляровым из почв байрачных лесов Ворошиловградской и Каменской областей, установлено три новых вида мермитид. Один вид оказался принадлежащим к роду Complexomermis, другой — к роду Hexamermis, третий — к новому роду, названному в память отечественного нематодолога, много сделавшего для изучения энтомо- и фитонематод СССР, И. Н. Филипьева — Filipjevimermis.

ORDA ENOPLIDA CHITWOOD, 1933

Subordo Dorylaimata Chitwood, 1933

SUPERFAM. MERMITOIDEA WÜLKER, 1934

Fam. Mermithidae Braun. 1883

Gen. Complexomermis Filipjev, 1934

Род обоснован И. Н. Филипьевым (1934) на основании анализа вида Mermis elegans, описанного Хагмайером (A. Hagmeier, 1912) от Stenobothrus и Decticus (Orthoptera). Вид C. elegans, подробно изученный Хагмайером, признается типом рода.

Диагноз рода. Кутикула со слоем перекрещивающихся волокон. 6 головных папилл, расположенных в 1 ряд. Рот конечный. 6 гиподермальных полей. Вагина S-образная. 2 переплетенных спикулы. В земле.

При разборе материалов, собранных М. С. Гиляровым в Ворошиловградской области (Беловодский район, байрачный лес «Соленое»), нами обнаружен второй (новый) вид этого рода, названный нами в честь М. С. Гилярова — C. ghilarovi.

Complexomermis ghilarovi, sp. n. (рис. 1)

Гельминты длинные с относительно большим диаметром тела. Передний конец тела слабо округлен, без шейной перетяжки. 6 головных папилл расположены типично для рода Complexomermis. Кутикула хорошо развита, со слоем перекрещивающихся волокон.

Диагноз. Самец. Длина тела 45,0—64,0 *мм*. Диаметр тела на уровне головных папилл 0,054 *мм*, у нервного кольца 0,096 *мм*, на середине 0,177 *мм*, у ануса 0,144—0,145 *мм*. Длина хвоста 0,241 *мм*, конец хвоста спирально закручен. Кутикула на середине тела имеет толщину 0,006 *мм*. Головные папиллы слабо выступают над поверхностью головы. Диметр их основания и высота, приблизительно, одинаковы. Амфиды, расположенные

[1] При описании видов мы пользовались консультациями и содействием Е. С. Кирьяновой, за что выражаем ей признательность.

сразу же за латеральными папиллами, при вентральном положении мермитиды имеют грушеобразную форму (рис. 1,*1*). Кнаружи каждый амфид открывается небольшим отверстием круглой или несколько элипсовидной формы на латеральной стороне. Длина амфида 0,0256 *мм*, диаметр в наиболее расширенной части 0,0092 *мм*. Ротовое отверстие конечное, открывается в ротовую трубку длиной 0,006 *мм*. Спикулы парные, дугообразно

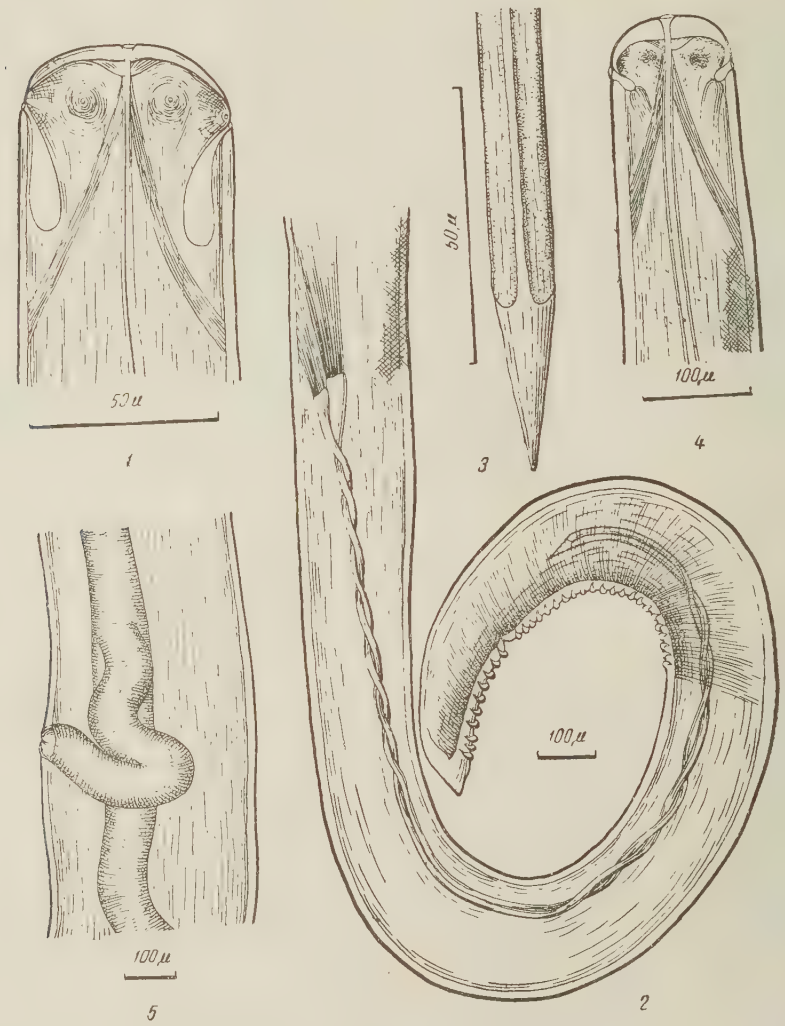


Рис. 1. Complexomermis ghilarovi, sp. n.
1 — передний конец самца, *2* — задний конец самца, *3* — передние концы спикул, *4* — передний конец самки, *5* — вагина

загнутые на брюшную сторону, местами переплетенные (рис. 1,*2*). Проксимальные, несколько утолщенные, концы спикул (корни) лежат свободно; переплетенная часть спикул у измеренных экземпляров самцов простирается вперед от корней на расстояние 0,64 *мм;* далее спикулы разъединяются и лежат параллельно на протяжении 0,30 *мм*, после чего вновь переплетаются; на расстоянии 0,25 *мм* от дистального конца спикулы снова разъединяются и лежат параллельно. Дистальные концы спикул покрыты имеющим форму копья чехликом, достигающим в длину 0,028—0,032 *мм* (рис. 1,*3*). Длина спикул 1,93—2,01 *мм*, диаметр спикулы на середине 0,0048—0,005 *мм*, у основания — 0,0161—0,019 *мм*.

Ретракторные мышцы очень длинные, достигают 0,56—0,6 *мм*. Хорошо выражена бурсальная мускулатура, простирающаяся от кончика хвоста вперед на расстояние 0,750 *мм* и достигающая переднего края поля анальных папилл.

Анальные папиллы расположены 3 рядами. В среднем ряду насчитывается, приблизительно, 33, а в боковых — по 28 половых сосочков. Преанальных папилл в среднем ряду 22—23, постанальных 10—11. Диаметр основания сосочка 0,008 *мм*, высота 0,0057 *мм*. В среднем ряду первые 3 (от конца хвоста) постанальных сосочка сближены и находятся друг от

Таблица 1

Дифференциальный диагноз видов рода Complexomermis

Показатели	C. elegans Hagm., 1912	C. ghilarovi, sp. n.
Строение спикул	Спикулы у дистального конца переплетаются, образуя тонкое острие. Спикулярный чехлик отсутствует	Спикулы у дистального конца лежат параллельно. Дистальные концы спикул покрыты имеющим форму копья спикулярным чехликом
Число половых сосочков	60—75	89
Шейные папиллы	Имеются	Отсутствуют
Длина тела самок в *мм*	115—260	83—127
Диаметр головы самки в *мм*	0,07—0,75	0,096—0,104

друга на расстоянии 0,0161 *мм*. Расстояние между остальными сосочками 0,022 *мм*.

Самка. Длина тела 83—127 *мм*; диаметр тела на уровне головных папилл 0,096—0,104 *мм*, у нервного кольца 0,161—0,192 *мм*, в области вульвы 0,354—0,450 *мм*. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,354—0,386 *мм* от переднего края головы. Ротовое отверстие конечное (рис. 1,*4*). Ротовая трубка (длиной 0,0192 *мм*) переходит в хорошо выраженный пищевод. Ширина пищевода 0,0041 *мм*. У начала пищевода головной конец под кутикулой имеет воронкообразное углубление, называемое Хагмайером (1912) ротовой воронкой. Диаметр ротовой воронки 0,032 *мм*, глубина 0,0096 *мм*. Здесь же к пищеводу прикрепляются 2 мышечных тяжа (пищеводные мышцы), шириной 0,0057 *мм*, идущие к спинной поверхности. Пищеводные мышцы особенно хорошо заметны у просветленных экземпляров. Головные папиллы над поверхностью головы выступают слабо. Диаметр их у основания 0,0192 *мм*, высота 0,022 *мм*. Амфиды располагаются на боковой стороне сразу же за латеральными папиллами. При рассматривании амфидов в профиль (при вентральном положении мермитиды) они имеют грушеобразную форму. Длина амфида 0,0170—0,0192 *мм*, диаметр наиболее расширенной части 0,008—0,009 *мм*. К основанию амфида подходит крупная амфидальная железа шириной 0,015—0,016 *мм*. Шейные папиллы и экскреторная пора отсутствуют. Кутикула толщиной 0,0128—0,0135 *мм*. Гиподермальные поля хорошо развиты (особенно латеральные), проходят до конца хвоста. Латеральные гиподермальные поля имеют диаметр 0,048 *мм* и состоят из 3 рядов клеток. Вагина S-образная, очень длинная (0,680—0,720 *мм*) (рис. 1,*5*). Вульва несколько наклонена назад относительно оси тела, гиподермальные валики (губы) хорошо выражены, высота их 0,012 *мм*. Яйца круглые, диаметр их 0,080—0,96 *мм*.

Важнейшие морфологические признаки, отличающие вид C. gilarovi sp. n. от C. elegans Hagm., 1912, видны из сопоставления, приведенного в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что новый вид отличается от C. elegans Hagm.,

1912, строением спикул, числом половых сосочков, отсутствием шейных папилл, а также размерами тела: C. elegans значительно длиннее и тоньше, чем C. ghilarovi.

Gen. Hexamermis Steiner, 1924

До настоящего времени в составе рода Hexamermis числилось шесть видов (Положенцев, 1953): H. albicans Siebold, 1848; H. acuminata Leidy, 1875; H. meridionalis Steiner, 1924; H. microamphidis Steiner, 1925; H. alaskensis Steiner, 1932; H. polyina Steiner (цит. по Vandel, 1934).

Описанию нового вида предпосылаем краткую характеристику имеющихся в роде.

1. **H. albicans Sieb.**, 1848. Паразитирует в различных группах насекомых, особенно среди Lepidoptera и Orthoptera. Широко распространен в Европе. В СССР обнаружен в Оренбургской, Воронежской, Ворошиловградской и Ростовской областях. Вид подробно описан в работах Зибольда (Siebold, 1848, 1850, 1854), Хагмайера (Hagmeier, 1912), Штейнера (Steiner, 1924); нами рассматривается как типичный для рода.

2. **H. acuminata Leidy**, 1875. Первоначально описан Лейди (Liedy, 1875) как Mermis acuminata. Впоследствии сам Лейди (см. Steiner, 1928) признал его синонимом вида Mermis albicans Sieb., 1848. В 1928 г. Штейнер, на основании изучения двух личинок, взятых из коллекции мермитид Лейди, восстановил вид Mermis acuminata и перевел в род Hexamermis Steiner, 1924. Анализируя описания упомянутыми авторами вида Hexamermis acuminata, мы находим его, в согласии с Лейди, идентичным с Hexamermis albicans Sieb., 1848.

3. **H. meridionalis Steiner**, 1924. В 1928 г. Штейнером был переведен в синоним вида Hexamermis acuminata.

4. **H. microamphidis Steiner**, 1925. Является обычным паразитом чайного клопа (Helopeltis antonii Sign.) на о. Ява. Дифференциальный диагноз мермитиды отсутствует. Поэтому, сохраняя данный вид в роде Hexamermis, мы вынуждены причислить его к числу недостаточно описанных.

5. **H. alaskensis Steiner**, 1932. Вид описан по единственному экземпляру личинки, найденной в почве береговой зоны Аляски (район Bucland). Штейнер (1932) причисляет его к роду Hexamermis, исходя из наличия у личинки «исчерченной» кутикулы, 6 головных папилл и рогообразного придатка на конце хвоста — признаков, свойственных родам Hexamermis и Complexomermis Filipjev, 1934. К какому из перечисленных существующих ныне родов относится данный вид, можно решить только при получении дополнительных данных о характере вагины, спикул и др. Поэтому вопрос о родовой принадлежности H. alaskensis мы оставляем открытым.

6. **H. polyina Steiner** (цит. по Vandel, 1934). Найден Ванделем в муравьях Pheidole pallidula во Франции. Определен Штейнером. К сожалению, в работах Ванделя и Штейнера не имеется описания данного вида. Поэтому сохранить вид Hexamermis polyina можно только условно.

Таким образом, в роде Hexamermis может быть оставлено только два старых вида: H. albicans Siebold, 1848, и H. microamphidis Steiner, 1925.

Помимо указанных мермитид, нами, в результае анализа видов семейства Mermithidae, в род Hexamermis переводятся: Mermis brevis Hagm., 1912, M. arsenoidea Hagm., 1912, и M. pussardi Baylis, 1933, описания которых соответствуют характеристике рода Hexamermis.

Описываемый новый вид рода Hexamermis назван именем Е. С. Кирьяновой.

Hexamermis kirjanovae, sp. n. (рис. 2)

22 самки и шесть самцов этого вида найдены нами в темно-серой супесчаной почве судубрав окрестностей г. Воронежа. Мермитиды длинные и тонкие, голова закругленная, со слабой шейной перетяжкой. «Исчерченность» кутикулы очень тонкая, заметна только при больших увеличениях.

Диагноз. Самец. Длина тела 32,0—39,0 *мм*. Диаметр тела на уровне головных папилл 0,064 *мм*, у нервного кольца 0,110—0,120 *мм*, на середине тела 0,145—0,147 *мм*, на уровне ануса — 0,164 *мм*.

Ротовое отверстие конечное, с диаметром 0,0064 *мм*, ведет в относительно длинную ротовую трубку (0,0096 *мм*), имеющую такой же диаметр, как и пищевод. Ротовая воронка широкая, но не глубокая (диаметр 0,016 *мм*, глубина 0,006—0,007 *мм*), охватывает начало пищевода, от которого к спинной поверхности тела тянутся хорошо выраженные пищеводные мышцы диаметром 0,0048—0,005 *мм*. 6 головных папилл расположе-

ны типично для рода Hexamermis. Высота папилл 0,0120 *мм*, диаметр у основания 0,0128 *мм*. Шейные папиллы и экскреторное отверстие не обнаружены. Амфиды расположены за кругом головных папилл латерально (несколько смещены к спине) и имеют грушеобразную форму. Дать полную характеристику их мы лишены возможности ввиду того, что мермитиды (самцы) находились в процессе линьки. Кутикула сравнительно тон-

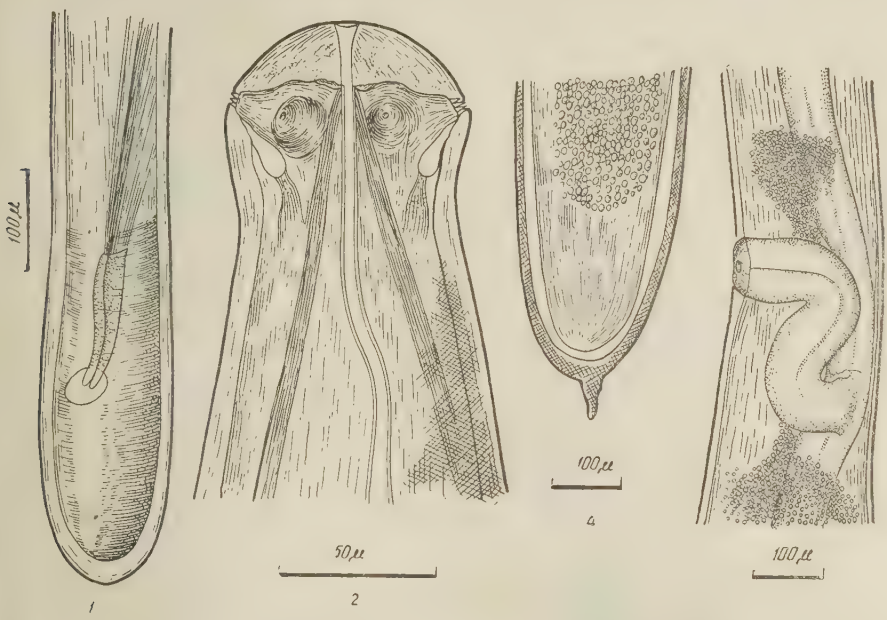


Рис. 2. Hexamermis kirjanovae, sp. n.
1 — задний конец самца, *2* — передний конец самки, *3* — вагина, *4* — задний конец личинки

кая, толщиной на середине тела 0,008 *мм*. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,273—0,292 *мм* от переднего края головы. Длина хвоста 0,209—0,225 *мм*. Его диаметр (0,164 *мм*) заметно превосходит ширину тела посредине (0,120 *мм*). Клоакальное отверстие элипсовидной формы, с наибольшим диаметром в 0,048 *мм*. Спикулы короткие, ланцетовидной формы, с несколько расширенными проксимальными концами (рис. 2, *1*). Длина спикул 0,128—0,139 *мм*, диаметр на середине 0,016 *мм*. Дистальные концы спикул закруглены, лежат параллельно. Ретракторные мышцы, идущие от корней спикул к спинной поверхности, хорошо развиты, длина их 0,161 *мм*.

Бурсальная мускулатура простирается от кончика хвоста вперед на расстояние 0,354 *мм*.

Самка. Длина тела 64,0—122,0 *мм*. Диаметр тела на уровне головных папилл 0,072—0,080 *мм*, у нервного кольца 0,128—0,144 *мм*, в области вульвы 0,209—0,225 *мм* (рис. 2, *2*). Ротовое отверстие открывается в ротовую трубку длиной 0,0160 *мм*. Ширина пищевода 0,003 *мм*. Пищеводные мышцы имеют диаметр, равный диаметру пищевода. Форма и строение головных папилл такие же, как и у самца. На конце головных папилл имеется по 3—4 нервных ответвления. Высота папилл 0,012—0,015 *мм*, диаметр в их основании — 0,0128 *мм*. Амфиды открываются позади круга головных папилл на боковой стороне, будучи несколько смещенными к спине. При вентральном положении мермитиды амфиды имеют ясно выраженную грушеобразную форму. Длина амфида 0,014—0,016 *мм*, диаметр наиболее расширенной части 0,005—0,006 *мм*. Из 6 гиподермальных полей боковые, состоящие из 2 рядов клеток, наиболее раз-

виты: их ширина составляет 0,0288 *мм*. Вульва — прямая щель. Гиподермальные вульварные валики незаметны. Вагина хорошо развита, S-образной формы, имеет на всем протяжении, приблизительно, одинаковый диаметр — 0,064—0,080 *мм* (рис. 2, *3*). Диаметр матки 0,064 *мм*. Личинки имеют на конце хвоста шип, длиной 0,06 *мм* и толщиной у основания 0,024 *мм* (рис. 2,*4*).

Таблица 2

Диагностическая таблица видов рода Hexamermis (по самкам)

Диагностические признаки	H. albicans Sieb., 1848	H. brevis Hagm., 1912	H. arsenoidea Hagm., 1912	H. kirjanovae, sp. n.
Длина тела в *мм*	98,0—420,0	14,0—21,0	74,0—120,0	64,0—122,0
Диаметр тела в *мм*	0,338—0,402	0,241—0,354	0,154—0,180	0,209—0,225
Диаметр головы в *мм*	0,070—0,082	0,056—0,064	0,068—0,075	0,072—0,080
Форма переднего конца тела	Округлая	Конусообразная	Округлая	Округлая
Характер „исчерченности" кутикулы	Резко выражена	Резко выражена	Резко выражена	Слабо выражена
Строение гиподермальных боковых полей (число рядов клеток)	3	2	—	2
Форма вагины	S-образная с расширенной передней частью	S-образная с расширенной передней частью	S-образная, с расширенной передней частью	S-образная, цилиндрическая
Диаметр вагины в *мм*:				
на середине	0,128	—	—	0,064—0,080
в передней части	0,193	0,128—0,161	—	0,064—0,080
Шейные папиллы	Имеются	Имеются	Отсутствуют	Отсутствуют

В табл. 2 приводим сопоставление описываемого вида с другими видами рода Hexamermis. Для H. microamphidis Steiner, 1925, дифференциального диагноза не имеется. Охарактеризован как имеющий «маленькие» амфиды и «особые» клетки, расположенные в виде розетки в области головных папилл (Steiner, 1925). H. pussardi Baylis, 1933 описан по самцу. Распознается по длинным коленчатым шейным папиллам. Для H. polyina Steiner описание отсутствует.

Из табл. 2 видно, что описываемый вид существенно отличается от других видов, принадлежащих к данному роду: от H. albicans Sieb., 1848,— строением вагины, отсутствием шейных папилл, характером «исчерченности» кутикулы, строением гиподермальных полей; от H. brevis Hagm., 1912,— формой переднего конца, отсутствием шейных папилл, характером «исчерченности» кутикулы, строением вагины, а также общими размерами тела; от H. arsenoidea Hagm., 1912,— характером «исчерченности» кутикулы и строением вагины; от H. pussardi Baylis, 1933,— отсутствием коленчатых шейных папилл и размерами спикул [2]; отсутствие розеточных клеток на переднем конце тела отличает H. kirjanovae, sp. n. от недостаточно описанного вида H. microamphidis Steiner, 1925.

Filipjevimermis, gen. n.

Новый род обосновывается на основании анализа видов Mermis tenuis Hagm., 1912, и Mermis racovitzai Com., 1953. В качестве типа нового рода нами рассматривается вид Mermis tenuis, как имеющий более подробное описание.

По диагностическим для родов семейства Mermithidae признакам устанавливаемый род приближается к Hexamermis Steiner., 1924, и Psammomermis Polog., 1941. Однако от первого он отличается отсутствием пе-

[2] Длина спикул у H. pussardi 0,180 *мм*, у H. kirjanovae, sp. n. — 0,128—0,130 *мм*.

рекрещивающихся волокон в кутикуле, а от второго — наличием S-образной вагины, т. е. важными родовыми таксономическими признаками.

Диагноз рода. 6 головных папилл, расположенных в 1 ряд. Рот конечный. Кутикула без слоя перекрещивающихся волокон. 6 гиподермальных полей. Живут во взрослом состоянии в земле.

При разборе материалов, собранных нами в 1953 г. в окрестностях г. Воронежа, были обнаружены экземпляры мермитид, отнесенные к новому виду рода Filipjevimermis. Новый вид назван в честь А. А. Парамонова, консультациями которого при изучении мермитид мы неоднократно пользовались.

Filipjevimermis paramonovi, sp. n. (*рис. 3*)

Большое количество особей этого вида (самок) было обнаружено нами в свободном состоянии в темно-серой супесчаной почве судубрав уча-

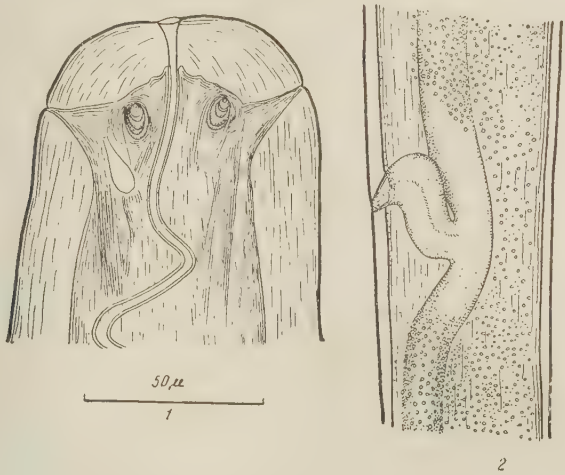


Рис. 3. Filipjevimermis paramonovi, sp. n.
1 — передний конец самки, *2* — вагина

стка учебно-опытного лесхоза Воронежского лесохозяйственного института.

Мермитиды средней величины. Передний конец тела округлый, без шейной перетяжки. Кутикула толстая, без слоя перекрещивающихся волокон.

Диагноз. Самец. Неизвестен.

Самка. Длина тела 27—31,0 *мм*, диаметр тела на уровне головных папилл 0,074—0,080 *мм*, у нервного кольца 0,120,—0,128 *мм*, в области вульвы 0,193—0,201 *мм*. Головные папиллы конусообразной формы, расположены типично для рода Filipjevimermis: 2 латеральные, 2 субдорсальные и 2 субвентральные (рис. 3, *1*). Их высота 0,016 *мм*, диаметр основания 0,014 *мм*. На концах головных папилл имеется по 2—3 нервных волокна. Амфиды бутылковидной формы, открываются на боковой стороне (несколько смещены к спине). Длина амфида 0,0256 *мм*, диаметр наиболее расширенной части 0,008 *мм*. Ротовое отверстие конечное, открывается в ротовую трубку, длиной 0,016 *мм* и шириной 0,003—0,004 *мм*. Пищевод своеобразно изогнут. Шейные папиллы не обнаружены. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,289—0,354 *мм* от переднего края головы. Толщина кутикулы на середине тела 0,01 *мм*. Вульва имеет вид косой трещины (расположена под углом к продольной оси тела). Ее длина 0,03—0,038 *мм*. Гиподермальные вульварные валики незаметны. Ваги-

на короткая, S-образной формы и равномерного диаметра на всем протяжении (рис. 3, *2*). Длина вагины 0,128 *мм*, диаметр — 0,04—0,048 *мм*. Диаметр матки 0,032—0,040 *мм*.

Дифференциальный диагноз видов рода Filipjevimermis приведен в табл. 3.

Таблица 3

Диагноз видов рода Filipjevimermis (по самкам)

Диагностические признаки	F. tenuis Hagm., 1912	F. racovitzai Com., 1953	F. paramonovi, sp. n.
Длина тела в *мм*	27,0—29,0	75,0—162,0	27,0—31,0
Диаметр тела в *мм*:			
на уровне головных папилл	0,52	0,091	0,074—0,080
в области вульвы	0,127—0,132	0,369	0,193—0,201
Форма амфидов	Чащеобразная	Овальная	Бутылковидная
Размеры амфидов в *мм*:			
длина	0,014	—	0,025
ширина	0,02	—	0,008
Шейные папиллы	Имеются	Имеются	Отсутствуют

Как видно из табл. 3, новый вид отличается от имеющихся в роде формой и величиной амфидов, отсутствием шейных папилл и размерами тела.

ЛИТЕРАТУРА

Положенцев П. А., 1953. К познанию нематод сем. Mermithidae Braun, 1883. Работы по гельминтол. к 75-летию акад. К. И. Скрябина, Изд-во АН СССР.

Филипьев И. Н., 1934. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве, Огиз, Сельхозгиз, М.— Л.

Diesing C. M., 1851. Systema Helminthum, vol. 12.

Hagmeier A., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden, Zool. Jb., Abt. f. Syst. Bd. 92.

Leidy J., 1875. On Mermis acuminata, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 8.

Siebold Th., 1842—1854. Über die Fadenwürmer der Insekten, Stettiner entomol. Z., Bd. 3(1842), Bd. 4(1843), Bd. 9(1848), Bd. 11(1850), Bd. 15(1854).

Steiner G., 1924. Beiträge zur Kenntnis der Mermithiden. 2 Teil. Mermithiden aus Paraguay in der Sammlung des Zool. Museums zu Berlin, Centr. Bakt. Parasit. etc., 2. Abt., Bd. 62.— 1925. Mermithids parasitic in the tea bug (Helopeltis antonii Sign), Medeelingen van het Proefstation woor thee, N. XCIV.— 1928. A revision of Leidy's collection of Mermithids, Acad. Nat. Sci., Philadelphia, val. LXXX.— 1932. Die arktischen Mermithiden, Gordioiden und Nectonematoiden, Fauna Arctica, Bd. VI.

Vandel A., 1930. L'influence de la nature du sol sur la repartition des Mermis parasites de la fourmi Pheidole pallidula, Bull. Soc. Zool. France, t. LV, No. 3.— 1934. Le cycle evolutif d'Hexamermis sp., parasite de fourmi (Pheidole pollidula), Ann. Sci. Nat., Zool., Ser. 10, vol. XVII.

NEW MERMITHID SPECIES

P. A. POLOGENTSEV and *A. K. ARTYUKHOVSKY*

Voronezh Wood Processing Institute

Summary

Description of three new species is given.

Complexomermis gilarovi, sp. n. (Voroshilovgrad region). Body long (in males 45—64 *mm*, in females — 83—127 *mm*) and broad (in males in the middle of their length 0.177 *mm*, in females, in vulva region, 0.450 *mm*). Anterior end feebly rounded, without cervicular constriction. From C. elegans described by Hagmeier (1912) differs in the larger body size, structure of spiculae, greater number of genital papillae, lack of cervicular papillae etc.

Hexamermis kirjanovae, sp. n. (Vicinity of Voronezh). Body long (in males 32—39 *mm*, in females — 64—122 *mm*) and narrow (in males in the middle of the body 0.145—0.147 *mm*, in females, in vulva region — 0.209—0.225 *mm*). Anterior body end rounded, with a feeble cervicular constriction. From other species of the same genus differs in the character of cuticular striae, absence of rosette cells on the anterior body end etc.

Filipjevimermis, gen. n. The formation of this genus is based on the analysis of species belonging to the genus Mermis. The new genus is similar to Hexamermis Steiner, 1924, and Psammomermis Polog., 1941. It differs from the former one in the absence of crossed fibres in the cuticle, from the latter one — in the presence of S-shaped vagina.

Filipjevimermis paramonovi; sp. n. (Vicinity of Voronezh). Body middle sized (males unknown; body length of females — 27.0—31.0 *mm*, diameter in vulva region 0.193—201 *mm*). Anterior body end rounded, without cervicular constriction, cervicular papillae lacking, amphids bottle-shaped.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

DICTYNA UNCINATA THOR. (ARANEI, DICTYNIDAE) БИОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

С. А. СПАССКИЙ
Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт

В научной литературе только изредка можно найти более или менее подробные сведения по биологии пауков. В предлагаемом очерке излагается биология весьма обыкновенного в Советском Союзе паука — Dictyna uncinata Thor.

Начинать изучение биологии паука нужно весной. Если в теплый, тихий и солнечный майский день внимательно осматривать верхнюю сторону листьев сирени, роз и других кустарников, а также некоторых травянистых растений, то довольно часто можно увидеть пару мелких пауков — самца и самку. Пауки сидят под защитой паутинных нитей, протянутых на различной высоте на верхней стороне листа, главным образом в поперечном направлении; нити эти образуют очень редкую ткань, лишь незначительно стягивающую края листа и нисколько не мешающую наблюдениям.

Летом и осенью D. uncinata отнюдь не бросается в глаза, весной же, с конца апреля и в течение почти всего мая[1], во время спаривания паучок этот делается достаточно заметным.

Величина паука 2,5—3,5 *мм;* самка немного крупнее самца, который, кроме того, отличается от нее окраской и формой тела и по общему виду несколько напоминает муравья. Головогрудь самки блестящая, коричневая; головной ее отдел приподнят и снабжен продольными полосками из седых волосков; брюшко несет темное пятно в передней части и несколько темных поперечных полос, расположенных в задней половине. Наконец, как у всех пауков семейства Dictynidae, самка D. uncinato имеет впереди нижних паутинных бородавочек cribellum — поперечную пластинку, на которой открываются многочисленными, мельчайшими отверстиями специальные паутинные железки; для вытягивания паутинных нитей из этой пластинки предлапки задних ног самки снабжены calamistrum, состоящим из правильного ряда изогнутых волосков, напоминающих зубцы гребенки.

Более мелкий самец, как уже было сказано, мало похож на самку. Его окраска более темная; головогрудь красновато-коричневая, а темное брюшко имеет бронзовый отлив. Верхние челюсти очень высокие и изогнуты так, что наружная сторона их слегка выпуклая, а внутренняя — вогнутая, и потому посредине между двумя челюстями ясно заметен довольно большой промежуток.

D. uncinata зимует в неполовозрелом состоянии; в Новочеркасске молодых паучков на веточках различных растений можно найти с самой ранней весны; половозрелыми же пауки становятся в конце апреля.

Паук ведет сидячий образ жизни и находится всегда внутри сети из паутины. Старая сеть, которой паук пользуется уже давно и которую он несколько раз чинил, обычно совершенно неправильна и вследствие осо-

[1] Все сроки даны для Новочеркасска и его окрестностей.

бого устройства нитей, о чем будет сказано ниже, всегда сильно пропылена. В сети же, недавно построенной, можно заметить некоторую правильность в расположении более длинных сухих нитей и натянутых между ними коротких, поперечных, липких нитей, отчасти покрывающих и сухие нити.

Липкие нити всех Cribellatae устроены совершенно своеобразно: их липкое вещество не разбито на ряд шариков, как у пауков-кругопрядов, а расположено непрерывным слоем, имеющим вид довольно широкой, плоской ленты, обычно с неровными краями. Внутри этого слоя, чрезвычайно долго сохраняющего свою липкость, всегда лежат осевые сухие нити; эта осевая часть устроена различно у разных видов и может состоять из нескольких нитей, причем осевые нити всегда выделяются паутинными бородавочками. Липкое же вещество, в котором отдельные нити различить нельзя, несомненно, является продуктом выделения очень мелких железок, имеющихся у всех пауков группы Cribellatae и открывающихся многочисленными трубочками в пластинке cribellum. У пауков рода Dictyna, согласно данным Комстока (J. H. Comstock), основой для липкого вещества служат две сильно закрученные нити. Изготовляя такую липкую нить, паук делает каждой из двух задних ног поочередно чрезвычайно быстрые движения поперек пластинки cribellum, при этом нога, работающая в данный момент, согнута так, что ее лапка и предлапка вытянуты в одну линию и располагаются под прямым углом к продольной оси тела. Calamistrum вытягивает из трубочек cribellum липкое вещество и, благодаря своему движению взад и вперед, придает липкой массе вид плоской ленты с волнистыми краями, которая, как говорилось выше, накладывается на осевые нити, выделенные паутинными бородавочками. Цвет только что выделенной липкой нити всегда голубоватый, что впрочем зависит не от наличия пигмента, а просто от явления интерференции. Липкость такой нити очень велика, что доказывается прочностью, с какой ею удерживаются различные насекомые. По той же причине, а также вследствие большой поверхности ленты, паутина Cribellatae всегда бывает сильно пропылена.

Главной пищей D. unicata, по-видимому, служат небольшие двукрылые, многочисленные остатки которых всегда можно найти в паутине этого паука. Насекомых, попавших в сеть, D. uncinata никогда не заматывает в паутину, а просто хватает челюстями и высасывает.

Как уже было сказано, с мая, а иногда и с конца апреля, пауки разбиваются на пары и приступают к половой деятельности. Следует отметить, что D. uncinata, по-видимому, очень чувствительны к теплу: чем жарче день, тем больше пар пауков можно найти и тем интенсивнее происходит спаривание.

Весь процесс спаривания гораздо удобнее наблюдать не на воле, а в лаборатории. Для этого нужно осторожно срезать лист, на котором сидит пара пауков, и, принеся его в лабораторию, вести наблюдение на столике бинокуляра; пауки при этом продолжают спариваться и даже не изменяют своего положения (рис. 1). Таким образом, процесс копуляции, столь своеобразный у пауков, может быть прослежен наблюдателем во всех деталях при самых благоприятных условиях. С этой точки зрения D. uncinata представляет очень благодарный объект для наблюдения; к тому же малая его величина позволяет видеть паука всего целиком, даже при сравнительно большом увеличении.

При содержании пауков в лабораторных условиях необходимо часто выставлять пауков на солнечный свет. Каких-либо агрессивных попыток самок по отношению к самцам наблюдать не приходилось; наоборот, иногда можно было видеть, как самец и самка мирно сосали одно и то же насекомое. Если же к парочке подсадить еще одного самца, то самцы начинают гоняться друг за другом и вступают в борьбу; и однажды во время такой схватки один из самцов был убит.

Для понимания поведения пауков во время спаривания необходимо знать строение их копулятивных органов. Копулятивный аппарат самца довольно велик по сравнению с размерами паука и устроен весьма сложно. Bulbus снабжен массивным и длинным кондуктором, который перекручен около своей продольной оси и направлен назад, к основанию щупальца (рис. 2); изогнутый крючком и покрытый мелкими зубчиками конец кондуктора обращен вершиной вниз и доходит до бедра согнутого щупальца. Embolus очень тонкий, извилистый. Голень щупальца самца сверху, у основания, снабжена направленным вверх выростом, длина которого значительно превышает диаметр голени; этот почти прямой вырост к вершине довольно сильно суживается и на самом конце несет едва заметную вырезку, делящую его вершину на два очень маленьких зубчика.

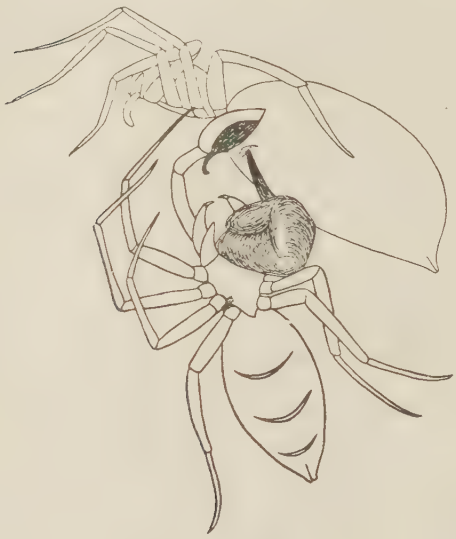


Рис. 1. Положение пауков при спаривании

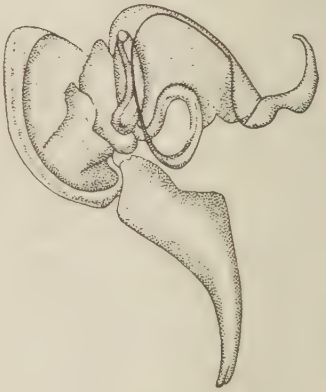


Рис. 2. Щупальцы самца

Рис. 3. Копулятивные органы самки

Эпигина состоит из двух ямок, настолько широко расставленных, что расстояние между ними приблизительно равно длине тазиков ног IV пары. Внутренние копулятивные органы самки состоят из двух пар семеприемников довольно сложной формы; каждый семеприемник задней пары расположен около самой половой щели — между этой щелью и нижним краем ямки эпигины. Эти более крупные семеприемники настолько тесно сближены, что соприкасаются между собой. Более мелкие семеприемники II пары отодвинуты далеко вперед и расположены впереди переднего края ямок эпигины; в это же время эти семеприемники далеко отстоят друг от друга: расстояние между ними приблизительно вдвое больше ширины каждого семеприемника этой пары. Каждый задний семеприемник соединяется с передним семеприемником той же стороны при помощи извилистого протока. В общем конфигурация внутренних копулятивных органов самки несколько напоминает букву «х» с короткими и толстыми нижними концами (рис. 3).

Процессу спаривания предшествует несколько подготовительных операций. Самец, оказавшийся в присутствии самки, прежде всего начинает проводить паутинные нити; суетливо бегая, он создает на поверхности листа редкую ткань, на что затрачивает довольно много времени. Нали-

чие этой ткани является, по-видимому, совершенно необходимым условием для процесса копуляции. Затем самец начинает подходить к самке, прижимая свое тело к субстрату и перебирая ногами; щупальца его в это время согнуты так, что их вершины обращены назад, а большие выросты голеней щупалец перекрещиваются друг с другом.

Подойдя вплотную к самке и став лицом к ее лицу, самец трогает самку передними ногами, подсовывает под нее согнутые щупальца и, работая главным образом перекрещивающимися выростами голеней щупалец, приподнимает переднюю часть тела самки; затем он начинает водить одним из своих щупалец около полового отверстия самки; щупальце его в это время согнуто по-прежнему, и кондуктор занимает свое нормальное положение. По истечении некоторого времени около вершинной части cymbium вздувается пузырек haematodocha и вследствие этого положение кондуктора тотчас же резко меняется: он отгибается приблизительно на 90°, делается почти перпендикулярным к cymbium, а его загнутый кончик оказывается теперь направленным к нижней поверхности брюшка самки; tegulum копулятивного аппарата располагается при этом почти перпендикулярно к cymbium. Таким образом, эрекция копулятивного аппарата самца наступает даже раньше, чем embolus введен в семеприемник самки. При введении совокупительного аппарата в копулятивные органы самки самец выростом голени работающего щупальца упирается снизу в начало брюшка самки; при этом передний край брюшка самки на соответствующей стороне оттягивается углом, и здесь образуется небольшая складка. Другое же, не работающее, щупальце самца в это время упирается вершиной в брюшко самки и в ее заднюю ногу. Вслед за тем самец вводит embolus и conductor в соответствующие части копулятивных частей самки, причем правый embolus вводится в левый семеприемник самки, а при следующем совокуплении происходит соответствующая смена частей.

Продолжительность копуляции одним щупальцем вообще очень значительна, но колеблется в весьма широких пределах, по моим наблюдениям, — от 15 мин. до 2 час. В течение всего этого времени haemotodocha, плотно прижатая к брюшку самки, пульсирует; образующиеся в ней перетяжки разделяют ее на три отдела, каждый с особым расположением волокон. Пульсация haemotodocha настолько сильна, что тело самки ритмично приподнимается и опускается. Пузырек haemotodocha очень велик, по сравнению с общей величиной паука, и несколько превышает величину его грудного щита. Во время копуляции брюшко самца ритмично сокращается и на его нижней стороне можно заметить три поперечные складки; на нижней стороне брюшка самки, около эпигины, ближе к основанию брюшка, появляется беловатое выпуклое пятно. Постепенно пульсация haemotodocha ослабевает и, наконец, совсем прекращается — пузырек опадает. Самец сидит некоторе время спокойно, а затем начинает вытаскивать свой совокупительный аппарат из копулятивных органов самки.

После этого самец тратит несколько минут на проведение новых паутинных нитей. Выше уже указывалось, что наличие этой ткани, под защитой которой происходит весь процесс, необходимо для копуляции: пауки упираются в нее ногами и благодаря этому удерживаются в занятом ими положении так прочно, что, даже когда пробирка с копулирующими пауками падает, поза их остается неизменной и копуляция не прерывается. По этой же причине пробирку с парой пауков можно рассматривать в бинокуляр в любом положении, на поведении пауков это нисколько не отражается.

Когда работа по проведению новых нитей закончена, самец тем же порядком совокупляется другим щупальцем, после чего обычно наступает перерыв, так как самец должен возобновить запас семени в своем копулятивном аппарате. Этот процесс происходит следующим образом:

опустив брюшко и поставив его почти перпендикулярно к головогруди, самец прежде всего начинает суетливо бегать и, широко расставив паутинные бородавочки, быстро сооружает под углом к основной ткани небольшую пластинку из тонкой, но довольно плотной паутины, один край которой очерчен очень резко, так как обрамлен довольно толстой паутинной нитью; этот край имеет закругленную выемку. Приготовив такую пленку, самец располагается на ней, головой к полукруглой вырезке; тело его при этом вытягивается, а ноги III пары поставлены как раз на вогнутый край пластинки и, вероятно, натягивают его; концы же ног I и II пар находятся вне пластинки. Такое спокойное состояние самца длится всего один момент, а затем из его полового отверстия выбрасывается беловатая капелька семени линзообразной формы. Капелька эта попадает на приготовленную пластинку и сейчас же перемещается на ее вогнутый край. Вследствие быстроты всего процесса я никогда не мог рассмотреть, сверху или снизу оказывается в конце концов эта капля. Следует отметить, что капелька именно «выбрасывается» с некоторой силой, а не падает просто вследствие тяжести. Это видно из того, что, даже когда самец сидит на пластинке спиной почти вниз, капля семени все-таки попадает на свое обычное место, преодолевая, стало быть, силу тяжести. Теперь самец несколько отодвигается назад и начинает набирать семя в копулятивный аппарат, для чего он перегибает согнутые щупальца через край пленки и поочередно касается ими капельки. По моим наблюдениям, к капле семени прикасается определенный участок bulbus, по-видимому, тот, где находится отверстие embolus; в этом пункте небольшие части капельки прекрасно видны в бинокуляр после каждого прикосновения щупальца к капле. Весь этот процесс длится приблизительно 15 мин.

Иногда вся капелька семени сразу прилипает к одному из щупалец; тогда самец снимает ее верхними челюстями и, удерживая каплю таким образом, прикасается к ней, как обычно, щупальцами поочередно, наполняя свой копулятивный аппарат. Нередко после окончания процесса на пленке, уже оставленной пауком, около ее вогнутого края я замечал небольшое отверстие. После наполнения семенем копулятивного аппарата самец может опять спариваться, но не тотчас же, а по истечении некоторого времени, по моим наблюдениям,— по прошествии 1,5 час.

Брачный период D. uncinata начинается приблизительно 20 апреля и оканчивается около 25 мая; с 10 мая можно уже найти коконы, а с начала июня самцы начинают исчезать. Однако сроки эти сильно зависят от погоды и в разные годы могут значительно разниться.

Откладка яичек у D. uncinata происходит, как и у большинства пауков, ночью. Самка, брюшко которой в это время сильно вздуто, прежде всего делает из сплошной паутины основание будущего кокона в виде белого плотного кружка, прилегающего к субстрату. Работа эта отнимает у нее не меньше часа, после чего она начинает возводить на этом кружочке боковые стенки, наклонные к центру кружка. Затратив на эту работу тоже около часа, самка в конце концов создает нечто вроде плоского купола с отверстием сверху; диаметр отверстия приблизительно равен $^1/_3$ диаметра купола. Затем самка располагается на этом сооружении, умещая на нем все свои короткие ноги, прижимает половую щель к его отверстию и в течение короткого времени сидит спокойно; после этого из половой щели самки вытекают яйца, попадающие внутрь построенного кокона. Сквозь просвечивающую ткань последнего ясно видна желтоватая масса яиц, постепенно заполняющая полость. Кладка яиц продолжается не больше минуты, после чего самка быстро заделывает отверстие паутиной и придает кокону его окончательную сплющенную форму. Яйца очень крупны по сравнению с величиной паука, но в коконе их немного — около 16. Через некоторое время после откладки первого кокона может быть отложен второй, третий и т. д.; максимальное число

коконов, которое мне приходилось наблюдать у одного паука, равнялось шести. Во второй половине лета самки умирают, а неполовозрелые паучки, как уже указывалось, перезимовывают.

Следует отметить, что пару копулирующих D. uncinata легко зафиксировать так, что копулятивные органы пауков сохраняют свое положение. Для этого лист растения, на котором копулируют пауки, нужно подержать некоторое время над пробиркой с сильно кипящей водой; горячий пар, вырывающийся из пробирки, убивает этих мелких пауков почти мгновенно.

Этот простой способ фиксации можно рекомендовать для изучения деталей процесса копуляции и у других мелких пауков с сложно устроенными копулятивными органами.

ЛИТЕРАТУРА

Спасский С. А., 1925. Определитель пауков Донской области, Изв. Донск. ин-та сельск. хоз-ва.

Харитонов Д., 1932. Каталог русских пауков, Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР, XXXII.— 1936. Дополнения к каталогу русских пауков, Уч. зап. Пермск. ун-та, II(1).

Berland L., 1932. Les Arachnides.

Bonnet P., 1931. Souillures occasionnées par la Dictyna civica sur um monument é Toulouse, Bull. Soc. d'Hist. natur. de Toulouse, t. LXI.

Comstock J. H., 1920. The spider book.

Gerhardt U., 1921. Vegeleichende Studien über die Morphologie des männlichen Tastors und die Biologie der Kopulation der Spinnen, Arch. Naturg., Abt., A, 4. Hft.— 1923. Weitere sexualbiologische Untersuchungen an Spinnen, Ibidem, Abt. A., 10 Hft.— 1924. Weitere Studien über die Biologie der Spinnen, Ibidem, Abt. A., 5 Hft.

Gerhardt U. und Kästner A., 1937—1938. Araneae, Handb. d. Zool. herausg. v. Krümbach, Bd. III.

Nielsen E., 1932. The biology of Spiders, v. I.

Simon E., 1892—1897. Histoire naturelle des Araignées, I—II.— 1874. Les Arachnides de France, t. I.— 1914. Idem. T. VI.

Wagner W., 1894. L'industrie des Araneina, Mém. Acad. Imp. Sci., St. Petersburg, VII Serie, XLII, № 11.

DYCTINA UNCINATA THOR. (ARANEI, DYCTINIDAE). BIOLOGICAL ESSAY

S. A. SPASSKY

Novocherkassk Institute of Engineering and Melioration

Summary

In the paper presented biology of a small spider Dyctina uncinata Thor. distinguished by rather strongly exhibited sexual dimorphism is described. In early spring immature spiders appear on different plants. It is a sedentary animal always to be found in rather irregular network of special, very sticky threads characteristic to all the spiders of Cribellatae-group. The sticky substance produced by very small glands is secreted through a special plate in the form a sieve (cribellum) situated on the abdomen. By means of a special comb-shaped adjustment (calamistrum) on hind legs the spider pulls out the sticky substance of the openings in the plate and by means of peculiar movement of legs puts it in a certain manner.

The spider described feeds upon small sized Diptera got into the cobweb. It does not swath its prey but simply catches it with the jaws and sucks it out.

In May mating season of the spider begins; duration and intensity of this season are strongly affected by weather conditions. Very complex copulative organs of both the males and females are described in detail. The process of copulation, operations preceding the latter, as well as relatively seldom observed peculiar process of filling up of the male copulative apparatus with semen were followed up by the author under binocular microscope.

Mating season ceases by May 25, and cocoons are to be found from May 10. Processes of cocoon spinning and oviposition are described. The number of the cocoons spun by one female may amount up to 6. In the end of the summer females die off whereas immature males undergo hibernation.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

ОСОБЕННОСТИ ДИАПАУЗЫ У ПАУТИННОГО КЛЕЩА (TETRANYCHUS URTICAE KOCH)

Н. В. БОНДАРЕНКО

Ленинградский сельскохозяйственный институт

Одной из основных и труднейших проблем экологии является теоретический анализ причин изменения численности организмов — вредителей сельскохозяйственных растений и их массовых появлений. Значение этих причин создает для исследователя предпосылки к применению на практике методов активного изменения условий существования вредителя для сокращения его численности или полного его подавления (Бей-Биенко, 1955).

В годичном цикле организмов, обитающих в условиях северных широт, наиболее критическим периодом является зимовка. Неблагоприятные условия этого периода могут особенно сильно отразиться на плодовитости и выживаемости активных фаз животных. Одной из основных форм адаптации многих насекомых и клещей к этим условиям является переход отдельных фаз развития в состояние длительного покоя, т. е. спячки и диапаузы, в течение которых резко снижается интенсивность обмена веществ и повышается стойкость организма.

В отличие от спячки диапауза является более совершенным приспособлением для переживания неблагоприятных условий и сохранения в этих условиях высокой численности. Диапауза возникает обычно задолго до наступления зимних холодов и не прекращается при кратковременных, часто весьма значительных, потеплениях в осенний период. Находящийся в состоянии диапаузы организм животного отличается повышенной устойчивостью к низким температурам, действию ядов и других неблагоприятных условий. Это явление довольно подробно изучено у насекомых, но еще слабо освещено у клещей.

Целью настоящей работы является изучение диапаузы у паутинного клеща (Tetranychus urticae Koch) в условиях северных широт, где он выступает как опасный вредитель сельскохозяйственных культур защищенного грунта. Эти исследования были начаты в 1947 г. на кафедре общей энтомологии Ленинградского сельскохозяйственного института. Автор весьма признателен Г. Я. Бей-Биенко за содействие в работе.

Годичный цикл развития

Паутинный клещ — типичный поливольтинный вид. В условиях северных широт зимуют взрослые оплодотворенные самки. С наступлением весны перезимовавшие самки приступают к питанию и откладке яиц. После отрождения из яйца самка проходит фазу личинки, нимфы I (пронимфа), нимфы II (дейтонимфа) и взрослого клеща. Переход из одной фазы в другую сопровождается состоянием покоя и линьки. У самцов фаза дейтонимфы отсутствует, и они развиваются быстрее самок.

На развитие одного поколения требуется от 12 до 20 и более дней. В течение лета в теплицах может развиваться 8—10, а иногда и более поколений, в зависимости от срока появления на растениях и последующих микроклиматических условий. В связи с этим численность вредителя на растениях в летний период быстро нарастает, достигая максимума к концу июля — началу августа. Затем размножение вредителя замедляется и к началу сентября почти полностью прекращается.

Резкое снижение численности клеща в теплицах к концу лета связано с появлением диапаузирующих самок (табл. 1). Последние начинают появляться в 1-й декаде августа; к середине августа соотношение активных и диапаузирующих самок на растениях почти одинаково; к началу сентября летние самки предыдущего поколения полностью отмирают, а диапаузирующие покидают растения и уходят на зимовку. Поэтому общая численность клеща на растениях быстро снижается.

При оценке степени пораженности листьев применялась следующая шкала: 0 — следы питания клеща отсутствуют, I балл — имеются единичные светлые точки — следы уколов клеща, II балла — число светлых точек значительно, но они покрывают не более $^2/_3$ площади листа, III балла — светлые точки в виде густой сетки покрывают весь лист, IV балла — следы питания клеща сливаются в сплошные белые пятна; участки зеленой ткани сохраняются лишь вдоль больших жилок, V баллов — участков зеленой ткани не наблюдается; лист буреет и скручивается.

Таблица 1

Динамика появления диапаузирующих самок паутинного клеща в теплице совхоза им. Петрорайсовета (1949 г.) под Ленинградом

Дата учета	Численность самок на пораженных листьях								
	при поражении в II—III балла			при поражении в IV—V баллов			в общей пробе из 20 листьев		
	всего	из них диапаузирующих		всего	из них диапаузирующих		всего	из них диапаузирующих	
		абс.	%		абс.	%		абс.	%
3.VIII	1518	6	0,4	4646	74	1,6	6164	80	1,3
8.VIII	1873	26	1,4	2308	668	28,9	4181	694	16,6
13.VIII	1137	195	17,1	1886	766	41,2	3023	961	31,7
18.VIII	1165	581	49,9	1383	1251	90,4	2548	1832	71,9
24.VIII	1530	981	64,1	1760	1699	96,5	3290	2680	81,5
1.IX	1196	1182	98,8	1017	1017	100,0	2213	2199	99,4
7.IX	826	824	99,8	834	834	100,0	1660	1658	99,9

В связи с появлением в августе диапаузирующих самок и прекращением размножения паутинного клеща огуречные растения, высаженные в теплицы в конце июля (вторым оборотом), почти не страдают от клеща; вредитель за остающийся период (конец июля — начало августа) успевает дать лишь одно поколение.

Данные табл. 1 показывают также заметные различия в сроках появления диапаузирующих самок на слабо и сильно пораженных клещом листьях растений. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Особенности диапаузирующих самок

Диапаузирующие, или зимующие, самки характеризуются прежде всего оранжево-красной окраской тела, хорошо отличающей их от зеленовато-серых самок летних поколений. Изменение окраски начинается через 1—2 дня после последней линьки и оплодотворения. При этом темные пятна по бокам тела, характерные для летних особей, постепенно исчезают, и самки принимают однородную оранжево-красную окраску.

Сразу после окончания питания и изменения окраски диапаузирующие самки покидают растения, так как в этот период у них четко проявляет-

ся отрицательный фототаксис. Как показали опыты, уже через час после помещения летних и диапаузирующих самок клеща в центр специального прибора — фотодрома (Кожанчиков, 1937) до 96% самок зимней окраски переходит в темные камеры, тогда как летние самки не проявляют определенного отношения ни к свету, ни к темноте; большинство последних концентрировалось на верхней крышке прибора. Возникновение отрицательного фототаксиса у самок клеща, перешедших в диапаузирующее состояние, имеет большое приспособительное значение, так как благоприятствует уходу в места зимовки, в наибольшей степени защищающие их от неблагоприятных условий внешней среды (щели стеллажей и парниковых парубней, убежища под растительными остатками, соломой и мусором и т. д.).

Диапаузирующие самки значительно устойчивее летних к низким температурам зимнего периода. Например, в условиях Пермской области смертность оранжево-красных самок клеща, находившихся в течение 3 мес. в бумажных свертках на открытом воздухе под навесом, составила лишь 10—15%, несмотря на то, что температура в отдельные дни достигала —27°. Только в последующие холодные дни, когда морозы превысили —32°, остальная часть зимующих самок погибла (Рязанцев и Бобровникова, 1941).

В наших опытах сравнивалась устойчивость к низким температурам летних и только что появившихся диапаузирующих самок. Оказалось, что зимующие самки обладают значительно большей морозостойкостью, чем летние, и даже без предварительной закалки при резкой перемене температур — от обычной комнатной (18—20°) до —19° и обратно частично сохраняют жизнеспособность. Так, при действии температуры —19° в течение 18 час. 6% зимующих самок еще оставалось живыми, тогда как смертность летних при этой температуре составила 84% через час и 100% — через 3 часа. Даже при 0° смертность летних самок через сутки составила 43%.

Неодинаково отношение летних и диапаузирующих самок клеща к действию акарицидов. Например, в одном из наших опытов при опрыскивании сольбаром (при концентрации 0,75%) смертность летних самок достигла 98,7%, а зимующих — 90,7%. При обработке одним из образцов пасты газовой серы (при концентрации 1%) смертность составила соответственно 53,1 и 34,3%.

Для более полной характеристики состояния диапаузы у паутинного клеща представляет интерес указание А. А. Тибиловой (1932) на то, что зимующие самки значительно устойчивее летних к действию затопления: в условиях Ташкентской области зимующие самки, находясь под водой, остаются живыми до 100 час., тогда как летние полностью погибают уже после 10-часового затопления.

Таким образом, диапаузирующие, или зимующие, самки клеща отличаются от летних рядом весьма существенных особенностей: они не питаются, не откладывают яиц, обладают отрицательным фототаксисом, значительно устойчивее к неблагоприятным внешним воздействиям (низкие температуры, действие ядов, затопление и т. д.). По этим признакам диапауза у клеща сходна с имагинальной диапаузой у насекомых. Однако здесь имеется одно существенное отличие: у насекомых обычно зимуют неполовозрелые самцы и самки, а откладка яиц происходит чаще всего после дополнительного питания и спаривания, тогда как у клеща зимуют лишь оплодотворенные самки, которые весной значительно быстрее, чем у насекомых, приступают к откладке яиц.

Связь между диапаузой и укороченным днем

Как уже отмечалось (табл. 1), в условиях Ленинградской области первые зимующие самки обычно начинают появляться в 1-й декаде августа при наличии достаточного количества пищи и задолго до наступле-

ния первых холодов. Специальные исследования (Бондаренко, 1949, 1950) показали, что основным фактором, определяющим появление диапаузирующих самок, является укорачивание светового дня. Так, в условиях сравнительно постоянной температуры помещения (18 –21°) при 14-часовом дне все самки переходили в диапаузирующее состояние,

Таблица 2

Появление диапаузирующих самок паутинного клеща в зависимости от различной интенсивности света в течение 12-часового ночного периода

№ п/п.	Варианты опыта	Макс. освещенность ночью (в люксах)	Всего самок в опыте	В том числе диапаузирующих	
				абс.	%
	С 21 часа до 8 час. утра под марлевыми колпаками при естественном освещении				
1	Колпак из 6 слоев марли	230	153	6	3,9
2	„ „ 18 „ „	56	144	19	13,2
3	„ „ 36 „ „	15	145	86	59,3
	То же в темной комнате на различном расстоянии от электрической лампочки мощностью в 25 ватт				
4	Расстояние 0,5 *м*	135	142	15	10,6
5	„ 1,0 *м*	27	147	29	19,7
6	„ 1,5 *м*	12	161	87	54,4
7	„ 2,0 *м*	3,5	139	125	90,0
	Контрольные варианты				
8	Полная темнота в течение ночи	0	237	219	92,4
9	Ночь естественной продолжительности	1827	159	0	0

тогда как при 18-часовом дне появлялись исключительно летние самки. Выяснилось также, что для появления зимующих самок достаточно воздействия на организм укороченного дня, начиная с фазы нимфы II, т. е. перед последней линькой. Взрослые самки, прошедшие эту фазу при длинном дне, на укорочение фотопериода уже не реагируют. Таким образом, оказалось, что реакция на короткий день, как на наиболее точный предвестник наступления неблагоприятных осенне-зимних условий, имеет для клеща большое приспособительное значение. В организме самок, развивающихся в условиях короткого дня, происходят глубокие изменения, внешне проявляющиеся в изменении поведения и окраски тела. Светло окрашенные самки летних поколений или их личинки, не обладающие специфическими особенностями диапаузирующих, погибают при первых осенних заморозках.

В последующем (Бондаренко, 1952) фотопериодическую реакцию клеща удалось использовать в качестве теоретической основы метода защиты огурцов от повреждения их клещом в парниках. Так, в специальном опыте, после 30-дневного укорачивания дня до 13 час., питание и размножение клеща на огурцах почти полностью прекратились. Этот прием не оказал отрицательного влияния на защищаемые растения: урожай в опытном парнике (21 рамо-место) был на 20,3% выше, чем в контрольном, не затемняемом.

Во время проведения опыта в парнике создавалась полная темнота с помощью рам, обитых толем. Остающиеся щели засыпались землей. При применении этого метода в производственных условиях трудно добиться абсолютной темноты в парнике, поэтому важно знать допустимую в темный период интенсивность света, которая не влияла бы на фотопериодическую реакцию клеща. С этой целью нами было проведено несколько опытов. Результаты некоторых из них приведены в табл. 2.

Условия опыта были таковы. Пищей клещам служили огуречные растения в гончарных горшках. На каждое растение отсаживали по 30 самок клеща. Через сутки их удаляли, а отложенные яйца становились исходным материалом опыта. Как только вылупившиеся из яиц клещи достигали фазы нимфы I, мы помещали растения в условия соответствующей освещенности.

Освещенность по вариантам опыта регулировалась так. С 8 до 21 часа ежедневно растения с клещами всех вариантов опыта находились на окнах лаборатории в условиях освещения естественной интенсивности — порядка нескольких тысяч люксов в пасмурный и десятков тысяч люксов в солнечный день. В последующие 12 час. растения первых трех вариантов накрывали каркасами, обтянутыми различным количеством слоев марли; четвертый — седьмой варианты помещали в темную комнату на различном расстоянии от постоянного источника света мощностью лампочки в 25 ватт, растения контрольного восьмого варианта на ночь ставили в полную темноту, а девятого — оставляли на окне лаборатории круглые сутки. Опыт ставился в трех повторностях. Освещенность по вариантам опыта определялась люксметром системы Агрофизического института.

Как видно из полученных данных, пороговый предел воспринимаемой интенсивности света у паутинного клеща лежит ниже 3,5 люксов и, по-видимому, приближается к установленному для тлей (1,6 люкса, A. F. Shull, 1929). Согласно материалам исследований Лииса (A. D. Lees, 1953), которые дали в принципе сходные с нашими результаты, плодовый клещ Metatetranychus ulmi Koch имеет порог 10—20 люксов и, следовательно, еще менее чувствителен к слабому свету; в опытах указанного автора при освещении личинок и нимф плодового клеща в течение ночи источником света интенсивностью в 20 люксов появилось 24% зимних самок, при 10 люксах — 95% и, наконец, при интенсивности света в 5 люксов все самки откладывали только зимующие, т. е. диапаузирующие, яйца.

Связь между фотопериодической реакцией и температурой воздуха

В лабораторных опытах не всегда удавалось при коротком дне получить 100% диапаузирующих самок. Например, в 8-м (контрольном) варианте (табл. 2), несмотря на полную темноту в течение 12 час. ночного периода, в диапаузирующее состояние не перешло 7,6% самок. Предполагалось, что в данном опыте неполный фотопериодический эффект был вызван высокой температурой среды. Действительно, эти опыты проводились в июле, когда температура воздуха в лаборатории в отдельные дни достигала 24—26°. Дальнейшие исследования полностью подтвердили зависимость фотопериодической реакции клеща не только от длины фотопериода, но и от температуры среды, как это имеет место у насекомых. Поставленные для этой цели опыты проводились в четырех вариантах. В качестве камер с заданной температурой (34 и 15°) служили цилиндрические стеклянные сосуды размером 30×35 и 40×35 *см*, вставленные один в другой. Во внутренний сосуд ставились опытные растения с клещами, в наружном — непрерывно циркулировала вода, подогретая или охлажденная до нужной температуры (в зависимости от варианта опыта) в универсальных термостатах типа U-8.

Продолжительность дня (естественное освещение с 8 до 20 час.) и ночи (полная темнота с 20 до 8 час.) составляла 12 час. в первых трех вариантах опыта. В четвертом варианте (контрольном) растения с клещами находились в условиях дня естественной продолжительности при обычной, нерегулируемой температуре лаборатории (18—24°). Растения в третьем варианте в течение дня находились в камере при температуре

34°, а ночью в лаборатории — при переменной температуре (18—20°). Результаты опытов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Появление диапаузирующих самок клеща в зависимости от температуры среды в условиях укороченного (12-часового) дня

№ п/п	Варианты опыта	Всего самок в опыте	В том числе диапаузирующих	
			абс.	%
1	34° днем и ночью	161	0	0
2	15° „ „ „	145	143	98,5
3	34° днем и 18—20° ночью	135	42	31,1
4	Контроль — 18—24° и длинный день	166	0	0

Как видно из полученных данных, фотоперисдическая реакция у паутинного клеща изменяется в зависимости от температуры окружающей среды. Так, при высокой круглосуточной температуре (34°), несмотря на укороченный до 12 час. день, не появилось ни одной диапаузирующей самки, тогда как при 15° они составили 98,5% от общего количества самок клеща в опыте. Промежуточное положение занимает третий вариант, где влияние высокой температуры днем было ослаблено более низкими колебаниями температуры (18—20°) ночью.

Таким образом, фотопериодическая реакция у паутинного клеща носит более сложный характер, чем это предполагалось раньше. Температура среды, на фоне которой проявляется действие короткого дня, может либо ослаблять либо усиливать влияние этого фактора. Этим обстоятельством легко объяснить, например, почему идет размножение клеща в теплицах в марте и апреле, когда продолжительность дня составляет лишь 11—15 час. В этот период при повышении температуры в культивационных помещениях в ясные солнечные дни до 28—34° влияние короткого дня ослабляется, и значительная часть самок развивается без диапаузы. Поэтому уже ранней весной на растениях в теплице среди сравнительно небольшого количества диапаузирующих оранжево-красных самок можно встретить немало клещей обычной летней окраски.

На связь между фотопериодом и температурой у насекомых указывали многие исследователи (M. Kogure, 1933; Комарова, 1949; Данилевский и Глиняная, 1950, и др.). Особенно интересен в этом отношении факт ослабления и даже полного исчезновения фотопериодического эффекта, полученный Шеллом (A. F. Shull, 1929) у тлей. В его опытах в условиях 8-часового дня и при температуре 26 и 28° не появилось ни одной крылатой тли, тогда как при 20° число крылатых особей составило 100%. Для паутинных клещей этот критический порог находится значительно выше. У Metatetranychus ulmi, например, при температуре 25° и 12-часовом дне число диапаузирующих самок достигло 21% (A. D. Lees, 1953), у Tetranychus urticae (табл. 3) при снижении температуры от 34° днем до 18—20° ночью количество диапаузирующих самок было еще выше (31,5%).

Таким образом, взаимосвязь между фотопериодом и температурой является общей как для насекомых, так и для клещей. Однако абсолютные величины специфичны для отдельных видов указанных групп животных. С влиянием температуры среды необходимо считаться при применении метода защиты огурцов от паутинного клеща в парниках с помощью искусственного укорачивания дня.

Связь между диапаузой и пищей

Кроме короткого дня и различного сочетания температур, на появление диапаузы у паутинного клеща может оказать известное влияние и

качество пищи. Например, при сравнении скорости появления диапаузирующих самок на листьях растений, в различной степени поврежденных клещом (табл. 1), видно, что на тех листьях, где следы от уколов клеща сливаются в сплошные белые пятна, а участки зеленой ткани сохраняются лишь вдоль больших жилок (IV—V баллы поражения), численность диапаузирующих самок нарастает значительно быстрее, чем на относительно слабо поврежденных листьях. Затем, к началу сентября, под влиянием короткого дня почти все самки переходят в диапаузирующее состояние, и эта разница сглаживается. Таким образом, в то время, когда фотопериод близок к критической точке, качество пищи может ускорить появление диапаузы.

Однако диапаузирующие самки могут появляться под влиянием неблагоприятного качества пищи и в условиях длинного дня. Так, при очень высокой численности клеща на растениях, когда молодые поврежденные листья белеют и прекращают развитие, в популяции можно обнаружить, наряду с многими, погибшими из-за отсутствия пищи, клещами, и некоторое, сравнительно незначительное количество диапаузирующих оранжево-красных самок. Это явление можно наблюдать в середине лета в тех теплицах, где своевременно не проводились мероприятия по борьбе с вредителем, и растения близки к гибели.

Появление диапаузирующих самок паутинного клеща в условиях крайне неблагоприятного состояния пищи также несомненно носит приспособительный характер, так как обеспечивает сохранение вида от гибели в период отсутствия пищи. По-видимому, с появлением диапаузирующих самок связано также резкое снижение численности некоторых видов паутинных клещей в июле или августе, отмечаемое Г. Ф. Рекком (1950) в условиях Грузии: в это время многие деревья, наиболее сильно пострадавшие от клещей, сбрасывают почти всю листву. Преждевременное появление зимующих яиц на побегах плодовых деревьев, листва которых сильно повреждена плодовым клещом M. ulmi, отмечалось также в Англии (C. A. Blair, 1951) и в других странах.

Непосредственной причиной появления диапаузирующих фаз развития самок у одних видов паутинных клещей или яиц у других, видимо, следует считать резкое нарушение обмена веществ в поврежденных листьях, сопровождающееся как изменением биохимических свойств (соотношение отдельных компонентов питательных веществ), так и уменьшением содержания воды в листьях, а в связи с этим и повышением осмотического давления (Благовещенский, Боголюбова, Соседов, 1931).

За последние годы доказана связь величины осмотического давления клеточного сока растения с возможностью питания сосущих вредителей. По данным К. М. Логиновой (1951), при внесении повышенных доз минеральных удобрений питание клеща Tarsonemus pallidus Banks. на землянике почти полностью прекращалось. Личинки зеленой яблонной тли (Aphis pomi Deg.) также не могли питаться и погибали в тех случаях, когда осматическое давление клеточного сока в листьях яблони превышало 9—10 атмосфер (Соколов и Соколова, 1952). В связи с подкупающей простотой и перспективностью использования этой особенности как возможного метода защиты огуречных растений от паутинного клеща в теплицах, мы провели специальные исследования (Бондаренко, 1949).

Опыты проводились в вегетационных сосудах (емкостью 5 *кг* абсолютно сухой почвы) на огурцах сорта «Неросимые» под остекленным навесом. В качестве веществ, повышающих осмотическое давление, применялись различные дозы минеральных удобрений в виде хорошо растворимых в воде солей (одно-, трех-, шести-, девяти-, 12- и 15-кратная доза NPK на сосуд), а также соответствующее количество поваренной соли.

Однократную дозу вносили в соответствующие сосуды при набивке, а все остальные удобрения и поваренную соль добавляли в виде 0,5—2%-ного раствора по мере подрастания растений. Влажность почвы в со-

судах составляла 60% от полной влагоемкости и поддерживалась путем ежедневных поливов по весу.

Заражение было произведено 2—3 июля путем раскладки на растения кусочков огуречных листьев, на которые незадолго перед этим перебрались клещи с сильно зараженных растений. Всего в каждом сосуде на три растения было высажено 300 клещей, среди которых встречались взрослые самцы, самки и нимфы, а следовательно, сохранялось естественное соотношение полов. Окончательный учет численности клеща на растениях был проведен 12—17 августа.

Осмотическое давление клеточного сока определялось плазмолитическим методом в три срока (11 июля, 30 июля и 11 августа). Срезы мы брали с нижней стороны и по возможности с одного и того же места с пятого листа растений всех повторностей каждого варианта опыта.

Таблица 4

Средняя численность клеща на растениях к концу опыта

№ п/п	Варианты опыта	Число листьев	Число клещей		Плотность клеща на 1 *см*² площади листа	Осмотическое давление клеточного сока	
			абс.	в % к контролю		12.VII	12.VIII
1	Без удобрений	20	7950	100	3,9	6,0	9,6
2	1 доза NPK	48	16297	205	2,7	8,4	10,3
3	3 дозы NPK	55	19638	247	2,4	10,0	15,5
4	6 доз NPK	38	23880	300	5,9	11,7	20,3
5	9 доз NPK	29	15262	192	8,0	13,9	25,1
6	1 доза NPK + NaCl (14,4 *г* на сосуд)	25	16629	209	7,9	14,3	29,2

Полученные данные показали, что в результате внесения повышенных доз минеральных удобрений и поваренной соли осмотическое давление клеточного сока листьев растений некоторых вариантов опыта удалось повысить в два и даже три раза, по сравнению с контролем (табл. 4). При этом растения пятого и шестого вариантов опыта были заметно угнетены, а при внесении более высоких доз погибли, несмотря на осторожное, дробное внесение удобрений. Тем не менее численность клеща во всех вариантах оставалась высокой и не было заметно тенденции к миграции клещей с растений, а также разницы в количестве диапаузирующих самок. В данном случае на увеличение численности клеща влияла не величина осмотического давления, а состояние растения в целом. Так, при оптимальных условиях питания растений (второй и особенно третий варианты опыта) абсолютная численность клеща была высокой. Однако в этом случае растения быстрее накапливали листовую массу и плотность вредителя на них была меньше, чем на более угнетенных растениях других вариантов опыта.

Полученные результаты не являются неожиданными: некоторые исследователи (J. G. Rodriguez a. R. B. Neiswander, 1949) указывают на наличие прямой связи между концентрацией солевого раствора почвы и численностью паутинного клеща на томатах. Прямыми опытами на растениях водной культуры показано (J. G. Rodriguez, 1951), что выращивание растения-хозяина на среде, содержащей чрезмерно высокие, ненужные для нормального роста концентрации солей, вызывало значительное увеличение численности паутинного клеща.

Таким образом, опыты со всей очевидностью показали, что одним лишь повышением осмотического давления клеточного сока в листьях до пределов, явно угнетающих развитие растений, практически нельзя снизить размножение паутинного клеща. Здесь, по-видимому, сказывается значительная экологическая пластичность вида, проявляющаяся в его

резко выраженной полифагии: известно, что он может питаться на многих видах растений из самых различных ботанических семейств, тогда как яблонная тля и земляничный клещ — узкие олигофаги. Поэтому нельзя весьма сложные вопросы пищевой специализации механически сводить лишь к одному показателю — осмотическому давлению клеточного сока растений, как это делает Г. Г. Курбанов (1953).

Условия, вызывающие прекращение диапаузы

Исследованиями предыдущих лет установлено, что перешедшие в зимующее состояние самки клеща длительное время к откладке яиц не приступали даже при перенесении их в условия длинного дня и оптимальной для развития температуры (в некоторых опытах диапаузирующие самки

Таблица 5

Прекращение диапаузы у самок паутинного клеща в результате воздействия пониженных температур (3—6° С)

№ п/п	Длительность воздействия (в днях)	Колич. самок		В том числе к откладке яиц	
		в начале опыта	посажено на растения после охлаждения	приступили	не приступили
1	45	100	12	1	11
2	55	100	14	12	2
3	65	50	5	4	1
4	75	50	5	5	—
5	55*	50	9	—	9

* Контроль (температура 18—22°).

содержались на растениях в течение 40 и более дней). Предполагалось, что для прекращения диапаузы самок клеща, подобно насекомым (Золотарев, 1947; Данилевский, 1950, и др.) необходимо в какой-то степени имитировать зимовку.

Исходным материалом опыта служили диапаузирующие самки клеща, полученные в лаборатории путем выкармливания личинок на огурцах при искусственно укороченном до 9 час. световом дне. Зимующих самок вместе с листьями огуречных растений помещали в стеклянные стаканчики по 50—55 особей в каждом и ставили в камеру электрохолодильника ЗИЛ. Температура в камере в течение опыта колебалась в пределах 3—6°. Контролем служили три стаканчика с клещами этой же партии, помещенные в темную камеру с обычной комнатной температурой (17—22°).

По истечении определенного промежутка времени стаканчики вынимали и «перезимовавших» самок пересаживали на свежие, незараженные огуречные растения в гончарных горшках. Чтобы избежать ухода подопытных самок с растений, а также попадания клещей извне, на нижнюю часть стебля каждого растения надевали круглый бумажный воротничок, по размеру превышающий проекцию листьев растений. На воротничок накладывали слой гусеничного клея (по его периферии и у основания стебля растения).

Полученные материалы показали (табл. 5), что для прекращения диапаузы и перехода к питанию и откладке яиц зимующих самок паутинного клеща необходимо подвергнуть воздействию пониженных температур в течение определенного промежутка времени.

Из 12 самок, оставшихся в живых после 45-дневного пребывания при температуре 3—6° и отсаженных на растения, к питанию и яйцекладке приступила лишь одна. Массовый выход из состояния диапаузы наблюдался у самок клеща после 55-дневного охлаждения. Из двух, не перешедших в активное состояние самок (второй вариант опыта), одна погибла через 9 дней, не отложив ни одного яйца, а другая приступила к откладе яиц лишь через 25 дней после пересадки на растение. Во всех

последующих случаях после пребывания в камере холодильника свыше 75 дней диапаузирующие самки быстро приступали к питанию и через 4—5 дней — к откладке яиц.

Весьма интересно отметить, что клещ этого же вида из теплиц Кембриджа в Англии, называемый Лиисом (1953) обыкновенным тепличным паутинным клещом Tetranychus telarius L., нуждался в значительно более длительном периоде воздействия низких температур. Так, в опытах указанного автора при температуре 10° и высадке на растения через 50 дней приступило к питанию и откладке яиц лишь 1,5% диапаузирующих самок, через 75 дней — 44% и через 100 дней — 87%. Таким образом, паутинный клещ в условиях Ленинграда для выхода из диапаузы нуждается в почти в два раза меньшем периоде охлаждения. Эти различия в требованиях к условиям среды несомненно связаны с характером климатических условий местности: в осенне-зимний период в условиях Ленинграда меньше дней с низкими положительными температурами, чем в условиях Кембриджа, где климат значительно мягче. Необходимость воздействия на организм пониженных (но не отрицательных) температур в течение определенного периода для прекращения диапаузы и перехода к активной жизни может рассматриваться как важное приспособление для благополучной перезимовки: те особи вида, у которых диапаузирующее состояние преждевременно прекратилось, погибают под действием морозов и, таким образом, отметаются отбором как неприспособленные к климатическим условиям данной местности.

Эти различия в требованиях к условиям среды в зимний период одного и того же вида клеща, обитающего в течение длительного времени в разных климатических зонах (Кембридж, Ленинград), сходны с явлением, которое наблюдается у растительных организмов в период так называемой стадии яровизации. Сортам растений, обитающих в условиях более мягкого климата, для прорастания или дальнейшего развития необходим значительно более длительный период воздействия низких положительных температур, чем сортам из мест с континентальным климатом. Так, В. И. Разумов (1954) отмечает, что сорта озимых пшениц Ленинградской области обладают более длительной стадией яровизации, чем сорта из Кировской области, и более короткой по сравнению с сортами из Швеции. Автор объясняет это тем, что длительность осеннего периода с момента падения температуры ниже 10° и до устойчивой отрицательной температуры в среднем для Ейчепинга (Швеция) составляет 64 дня, для Ленинграда — 47 дней и для Кирова — 39 дней.

Следует отметить, что в наших опытах (табл. 5) наблюдался очень высокий процент гибели диапаузирующих самок. Одной из причин этого явления служила недостаточно высокая относительная влажность воздуха в камере холодильника. По-видимому, для более успешной перезимовки клеща требуется влажность, близкая к насыщенной. Дальнейшие исследования в этом направлении откроют путь к изысканию методов снижения численности зимующего запаса вредителя в условиях крупных теплично-парниковых комбинатов.

ВЫВОДЫ

1. Годичный цикл паутинного клеща, обитающего в условиях защищенного грунта северных широт, характеризуется четко выраженной диапаузой у взрослых оплодотворенных самок, возникающей в течение августа.

2. Диапаузирующие самки, помимо оранжево-красной окраски тела, отличаются от летних рядом специфических особенностей. Они не питаются, не откладывают яиц, обладают отрицательным фототаксисом, значительно устойчивее летних самок к неблагоприятным внешним условиям (низкие температуры, действие ядов и т. д.).

3. Обычно диапаузирующие самки появляются задолго до наступления первых холодов, под влиянием укороченного дня. При этом пороговый предел воспринимаемой интенсивности света лежит ниже 3,5 люкса. Однако на фотопериодическую реакцию клеща оказывают влияние также температура воздуха и качество пищи. При значительном отклонении двух последних факторов от оптимума соотношение диапаузирующих и активных самок может изменяться и при одинаковой длине дня.

4. Температура воздуха либо усиливает либо ослабляет фотопериодическую реакцию, а при наиболее высоких показателях (34°) может полностью уничтожить влияние короткого дня.

5. Качество пищи оказывает влияние на появление диапаузирующих самок клеща лишь в случае очень сильного повреждения листьев и связанного с этим резкого нарушения обмена веществ в растении. При этом повышенное осмотическое давление клеточного сока растений заметно не влияет ни на появление диапаузирующих самок, ни на возможность питания.

6. Прекращение диапаузы у самок клеща в условиях Ленинграда наблюдается лишь после воздействия пониженных положительных температур (3—6°) в течение не менее 55 дней. Значительно более длительный период охлаждения (100 дней), необходимый для того же вида клеща, обитающего в условиях Кембриджа, указывает на разнокачественность особей одного и того же вида, происходящих из различных климатических зон.

ЛИТЕРАТУРА

Бей-Биенко Г. Я., Богданов-Катьков Н. Н., Чигарев Г. А., Щеголев В. Н., 1955. Сельскохозяйственная энтомология, Изд. 3-е, под ред. В. Н. Щеголева, Сельхозгиз.

Благовещенский А. В., Боголюбова В. А. и Соседов Н. И., 1931. К физиологии хлопчатника, пораженного паутинным клещиком, Тр. Н.-и- хлопков. ин-та, вып. 23, Ташкент.

Бондаренко Н. В., 1949. Паутинный клещик как вредитель тепличных культур в условиях Ленинградской области, Автореф. канд. дисс., Л.— 1950. Влияние укороченного дня на годичный цикл развития обыкновенного паутинного клещика, Докл. АН СССР, т. LXX, № 6.— 1952. Паутинный клещик и борьба с ним в парниках и теплицах, Изд-во АН СССР.

Данилевский А. С., 1950. Температурные условия реактивации диапаузирующих стадий насекомых, Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., т. 70, вып. 4.

Данилевский А. С. и Глиняная Е. И., 1950. О влиянии ритма освещения и температуры на возникновение диапаузы у насекомых, Докл. АН СССР, т. LXXI, № 5.

Золотарев Е. Х., 1947. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi Quer.), Зоол. ж., т. XXVI, вып. 6.

Кожанчиков И. В., 1937. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии, Изд. ВАСХНИЛ, Л.

Комарова О. С., 1949. Причины, вызывающие диапаузу гроздевой листовертки. Докл. АН СССР, т. LXVIII, № 4.

Курбанов Г. Г., 1953. Связь между осмотическим давлением клеточного сока листьев растений и степенью их привлекательности для хлопкового паутинного клеща (Tetranychus urticae Koch), Изв. АН АзербССР, № 6.

Логинова К. М., 1951. Изменение осмотического давления при помощи удобрений как метод защиты растений от повреждений прозрачным клещом, Сб. работ Ин-та прикладн. зоол. и фитопатол., вып. 1.

Разумов В. И., 1954. Среда и особенности развития растений, Сельхозгиз,

Рекк Г. Ф., 1950. О факторах, обусловливающих изменения численности паутинных клещей, Сообщ. АН ГрузССР, т. XI, № 2.

Рязанцев А. В. и Бобровникова О. В., 1941. Некоторые вопросы биологии паутинного клещика Tetranychus telarius L. в зимующем состоянии как основа для разработки методики борьбы с ним, Тр. Пермского с.-х. ин-та, т. VIII, вып. 1.

Соколов А. М. и Соколова Р. А., 1952. Роль осмотического давления клеточного сока в устойчивости яблони к зеленой яблонной тле Aphis pomi Deg, Докл. ВАСХНИЛ, № 2.

Тибилова А. А., 1932. К биологии паутинного клещика в Ташкентском районе, Бюл. Н.-и ин-та хлопководства, вып. 1, Ташкент.

Blair C. A., 1951. Demage of apple leaves by the fruit tree red spider mite, Metatretranychus ulmi (Koch), Repr. East Malling station.
Kogure M., 1933. The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm, Bombyx mori, J. Dep. Agric. Kyushu Univ., vol. 4, No. 1.
Lees A. D., 1953. Enviromental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite Metatetranychus ulmi Koch (Acarina: Tetranychidae), Ann. Appl. Biol., vol. 40, No. 3.
Rodriguez J. G., 1951. Mineral nutrition of the two-spotted spider mite Tetranychus bimaculatus Harvey, J. Econ. Entomol., vol. 44, No. 4.
Rodriguez J. G. and Neiswander R. B., 1949. The effect of soil soluble salts and cultural practices on mite populations on hothouse tomatoes, J. Ec. on Entomol., vol. 42, No. 1.
Shull A. F., 1929. The effect of intensity and duration of light and of duration of darkness partly modified by temperature upon wing production in aphids, Roux' Arch. Entwickl. Mech. organ., Bd. 115, Hft. 2.

DIAPAUSE PECULIARITIES IN TETRANYCHUS URTICAE KOCH

N. V. BONDARENKO

Leningrad Agricultural Institute

Summary

Drastic decrease of population density of the mite Tetranychus urticae by the end of the summer is connected with the appearance of diapausing females. These latter neither feed nor oviposit, possess negative phototaxis, much higher resistance to adverse environmental conditions (low temperature, effect of the insecticides) when compared with the females of summer generation.

Diapausing females usually appear under the effect of the shortened day, long before the onset of the first frosts. Thereby the threshold of light intensity percepted is lower than 3.5 lux. However, photoperiodic reaction of the mite described may to a certain degree be affected also by temperature and the quality of food. If two latter factors significantly deviate from the optimum, the ratio of diapausing and active females may change, the day length being the same.

Under Leningrad conditions termination of the diapause in females may be achieved only after exposing them to low positive temperatures (3—6°) during no less than 55 days. Mites of the same species dwelling under Cambridge conditions need a much longer period of cooling (100 days). This fact shows heterogeneity of individuals of one and the same species if originating from different climatic zones.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

НАСЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ НАСЕКОМЫХ К ИНСЕКТИЦИДАМ[1]

М. Л. БЕЛЬГОВСКИЙ

Институт биологической физики Академии наук СССР (Москва)

1. Практическое значение проблемы приобретения членистоногими устойчивости к ядам

Вопрос о генетических основах и физиологических механизмах устойчивости насекомых к инсектицидам привлек к себе серьезное внимание лишь в последнее десятилетие. Хотя первые случаи приобретения насекомыми устойчивости к тем или иным инсектицидам были описаны еще в конце прошлого и начале настоящего веков (R. Metkalf, 1955; R. Wiesmann, 1955), на эти случаи смотрели как на исключения и не придавали им большого значения. Однако когда после второй мировой войны настало время широкого применения не только для нужд армий, но и в гражданской жизни, новых, высоко эффективных органических инсектицидов, казалось бы суливших легкое и радикальное решение проблемы борьбы с вредными насекомыми, многочисленность случаев приобретения последними устойчивости к этим инсектицидам сразу изменила настроение энтомологов.

Как известно, патент на использование ДДТ в качестве инсектицида был впервые получен швейцарской компанией Гейги в 1939 г., а в 1940—1941 гг. его успешно применяли для борьбы с колорадским жуком. Во время войны ДДТ и гексахлоран (ГХЦГ) шли исключительно для нужд армий и лишь в 1946 г. стали широко использоваться для гражданских целей. Успехи применения новых инсектицидов были настолько велики, что уже в 1946—1947 гг. некоторые энтомологи стали серьезно говорить о возможности полного уничтожения многих видов насекомых (F. H. Babers, 1953). Однако чрезвычайно быстрое приобретение многими популяциями насекомых устойчивости к новым инсектицидам показало, насколько не обоснованы были подобные прогнозы, и поставило под угрозу многие из казалось бы уже завоеванных энтомологами позиций в борьбе с вредными насекомыми и, в особенности, с насекомыми — переносчиками инфекционных болезней человека и животных.

В 1952 г. президент Американской ассоциации экономической энтомологии Ниплинг (E. F. Knippling, 1953) в своей речи на открытии 64-го собрания ассоциации заявил: «В настоящее время известно, что в некоторых частях страны ни один из стойких инсектицидов не обеспечивает удовлетворительного контроля над мухами. Положение с комарами аналогично положению с комнатными мухами. За последние пять лет ряд видов комаров выработал устойчивость к ДДТ и другим инсектицидам. К счастью, устойчивость к ДДТ не отмечена у малярийных комаров, но

[1] Статья печатается в порядке обсуждения.

угроза эта нависла над нами. Несколько более года тому назад работники, имеющие дело с членистоногими — переносчиками болезней человека, получили еще один удар. В Корее была обнаружена платяная вошь — перносчик сыпного тифа и перемежающейся лихорадки, устойчивая к ДДТ. После этого устойчивые к ДДТ вши были найдены и в других частях света... В последние месяцы ко все растущему списку прибавились тараканы, устойчивые к хлордану. Все чаще и чаще появляются сообщения, что ДДТ перестает действовать на постельных клопов и блох».

В сводке Меткафа (1955) приводится 25 видов насекомых и клещей, приобретших устойчивость к инсектицидам. Висман (1955) перечисляет 37 видов, имеющих значение с точки зрения здравоохранения, и 25 видов вредителей сельского хозяйства. Браун (A. W. A. Brown, 1956) в докладе на X Энтомологическом конгрессе назвал 34 вида важных с точки зрения здравоохранения насекомых, у которых отмечена устойчивость к ядам. Наконец, по данным Б. И. Рукавишникова (1956), число видов насекомых и клещей, ставших устойчивыми к инсектицидам, превосходит 70, причем около 50 из них приобрели устойчивость к органическим контактным препаратам.

Проблема приобретения членистоногими — переносчиками инфекций — устойчивости к инсектицидам стала настолько важной, что, как сообщил на X Энтомологическом конгрессе Симмонс (S. W. Simmons, 1956), Всемирная организация здравоохранения разработала международную программу по учету резистентности насекомых к инсектицидам, стандартизации методов работы, организации взаимной информации и координированию исследований в международном масштабе.

Устойчивость насекомых к инсектицидам можно с полным правом сравнить с устойчивостью микроорганизмов к антибиотикам. В обоих случаях наследственная пластичность живых организмов и их способность быстро приспосабливаться к новым условиям грозят выбить из рук человека то мощное оружие, каким в его руках пока еще являются контактные органические инсектициды и новые антибиотики

2. Эволюционный аспект проблемы

Широкое применение в ряде областей определенных инсектицидов явилось для насекомых, против которых оно было направлено, совершенно новым, ранее никогда в природе не встречавшимся фактором. Можно сказать, что на протяжении последнего десятилетия человеком был поставлен гигантских масштабов эксперимент резкого изменения среды обитания ряда видов. В результате этого эксперимента мы стали свидетелями протекания во многих популяциях насекомых быстрой приспособительной эволюции, следствием которой явилась выработка ими резистентности.

Эта протекающая на наших глазах под влиянием точно известных нам факторов эволюция может служить прекрасным примером первых внутривидовых этапов эволюции вообще. Поэтому анализ механизма выработки популяциями насекомых резистентности имеет большое общебиологическое значение. В то же время знание этого механизма, конечно, весьма существенно и с чисто практической точки зрения, так как, лишь ясно представляя себе, *как* вырабатывается в популяции устойчивость, можно с этим процессом бороться.

3. Механизм приобретения устойчивости популяциями насекомых

Известно, что живые организмы обладают способностью к индивидуальному приспособлению и можно было бы привести много примеров привыкания различных животных к ядам. Если бы это привыкание передавалось по наследству, то можно было бы предположить, что оно лежит в

основе приобретения популяциями насекомых устойчивости к инсектицидам.

С другой стороны, известно, что во всех природных популяциях растений и животных скрыто огромное генетическое разнообразие: в гетерозиготном состоянии, под «покровом» нормального фенотипа сохраняется множество наследственных изменений, из которых естественный отбор имеет возможность выбирать те, которые в данных условиях выгодны для вида. Естественно, что отбор мутаций из популяции также может служить механизмом выработки насекомыми резистентности.

Данные, имеющие отношение к вопросу о том, каким же путем в действительности популяции насекомых приобретают устойчивость к инсектицидам, можно найти в целом ряде исследований. Прежде всего известно, что способность разных, нередко даже таксономически близких видов, к приобретению устойчивости неодинакова. Например, в отличие от Musca domestica, мухи Callitroga macellaria, Muscina stabulans и Phormia regina, по-видимому, неспособны выработать устойчивость к ДДТ и линдану (R. Metkalf, 1955). В ряде работ отмечается существование в природе рас насекомых, обладающих различной степенью чувствительности к инсектицидам, действию которых они никогда не подвергались. В качестве примера можно указать, что Басвайн и Гаррисон (J. R. Busvine and C. M. Harrison, 1953), изучая устойчивость разных популяций и рас вшей, комаров и мух к ДДТ, нашли, что Musca domestica vicina из Лагоса и Иларо значительно устойчивее к ДДТ, чем Musca domestica domestica из Англии, хотя ни в Лагосе, ни в Иларо ДДТ никогда не применяли. Кнутсон (H. Knutson, 1953) сравнил устойчивость к разным инсектицидам двух линий Drosophila melanogaster — природной, из окрестностей Кингстона, и лабораторной, инбридированной в течение 12 поколений. Оказалось, что инбредная линия менее чувствительна к диэлдрину, но более чувствительна к токсафену, ДДТ и метоксихлору. В литературе зарегистрировано много аналогичных примеров.

Таким образом, очевидно существование наследственных различий в чувствительности к инсектицидам, никак не связанных с действием этих последних. Что подобные различия могут обусловливаться определенными мутантными генами, показали Голдсмит и Харнли (E. D. Goldsmith and M. H. Harnly, 1946), сравнившие устойчивость к тиомочевине нормальных мух и мутантов дрозофилы — ebony, sooty, black. По степени устойчивости они расположились в следующий ряд: +>b>e >e. Этот порядок не связан с общей жизнеспособностью мух, так как мухи e^s были гомозиготны еще по семи мутантным генам (ru h th cu st p^p sr) и потому их общая жизнеспособность была ниже жизнеспособности мух ebony.

При наличии наследственных различий между особями и расами одного вида в отношении потенциальной устойчивости к тем или иным ядам, естественно ожидать, что эти различия будут определять успешность отбора на резистентность к инсектицидам. Это и наблюдается в действительности. Барлетт (B. R. Barlett, 1952) проводил отбор на резистентность к ДДТ, рвотному камню и HCN в 16 линиях Drosophila melanogaster, взятых из разных лабораторий и из природных популяций в различных районах Калифорнии. После нескольких поколений отбора определялись и сравнивались LD-50 и LD-95 селектированных и исходных линий. Как и следовало ожидать, устойчивость исходных линий ко всем трем ядам и эффективность отбора в них оказались различными. Отбор привел к повышению устойчивости не во всех линиях.

В цитированной выше работе Басвайн и Гаррисон (1953) показали, что, несмотря на применение в г. Иларо в течение 2,5 лет ГХЦГ, устойчивость к этому инсектициду комаров Aedes aegypti не повысилась, тогда как в других расах такое повышение было констатировано. В лабораторных опытах отбора личинок Anopheles quadrimaculatus на устойчивость к ДДТ Хоукинсу (W. B. Hadkins, 1956) удалось лишь удвоить LD-50;

проведенный Хоукинсом анализ изменения характера кривой зависимости процента смертности от дозы привел его к выводу, что в данном случае имело место лишь увеличение общей, неспецифической выносливости комаров, а не выработка у них истинной резистентности (W. M. Hoskins and H. T. Gordon, 1956).

Наконец, можно еще упомянуть о неспособности индийской Musca domestica nebulo F. приобрести устойчивость к ДДТ, несмотря на широкое применение последнего в местах ее обитания (R. Pal and M. J. D. Sharma, 1953).

Все эти факты говорят о зависимости эффективности отбора на устойчивость от генетических свойств исходного материала. Этому же вопросу посвящено специальное исследование Меррела и Андерхилла (D. J. Merrell and J. C. Underhill, 1956). Авторы указывают, что à priori возможны два механизма приобретения насекомыми устойчивости к инсектицидам: отбор генов, повышающих резистентность, и прямое привыкание к ядам. В первом случае успешность приспособления должна зависеть от генетической гетерогенности исходной популяции и наличия в ней нужных генов, во втором же такой зависимости быть не должно.

Авторы проводили отбор в следующих линиях и популяциях Drosophila melanogaster (расположенных здесь в порядке возрастания генетической гетерогенности): 1) OR_{25} — линия Орегон-R, инбридированная в течение 25 поколений; 2) LS_{23} — линия Лозанна, инбридированная в течение 23 поколений; 3) гибриды от скрещивания OR_{25} с LS_{23}; 4) пять лабораторных линий дикого типа, происходящих, соответственно, из Крыма, штата Алабама, Японии, Аргентины и Швеции; 5) гибридная популяция, полученная в результате скрещивания этих пяти линий; 6) неинбредная линия OR; 7) неинбредная линия LS; 8) шесть природных линий из штата Миннесота; 9) гибридная популяция, полученная в результате скрещивания пяти из этих шести линий.

Популяции мух содержались в молочных бутылках с питательной средой, на которую (в опытных сериях) помещали кусочек фильтровальной бумаги, смоченной раствором ДДТ той или иной концентрации. Испытания на устойчивость производились через каждые 6 мес.; опыты производились только над самками. Подопытные мухи до испытания воздействию яда не подвергались.

Опыт с инбредными линиями продолжался 30 мес., за это время прошло 30—40 поколений мух. Никакого повышения устойчивости не произошло. От реципрокных скрещиваний линии OR_{25} и LS_{23} было получено две популяции. Отбор в них велся 11 мес. и также не дал результата. В пяти лабораторных линиях, происходящих из разных географических точек, отбор вели 5 мес. Очень незначительное повышение резистентности наблюдалось лишь в японской и шведской линиях. После этого отбор продолжался в течение 2 лет в гибридной популяции, полученной в результате скрещивания этих пяти линий, однако резистентность мух не увеличилась. Двухлетний отбор в неинбредных лабораторных линиях OR и LS привел к двукратному повышению устойчивости линии OR.

Таким образом, во всех инбредных и лабораторных линиях (которые также всегда в известной мере инбридированы) отбор на резистентность в лучшем случае привел к очень незначительному повышению устойчивости к инсектициду. В отличие от этого, природные линии из штата Миннесота, заложенные каждая от 10—50 самок, были отзывчивы на отбор. Через 6 мес. устойчивость пяти из них повысилась в 1,5—11,5 раза, а отбор в полученной из них гибридной популяции привел к дальнейшему увеличению резистентности. Во всех этих линиях повышение устойчивости наступало быстро, после чего она в большинстве случаев держалась на одном уровне. Этого и следует ожидать, если уровень приобретаемой устойчивости определяется имеющимся в популяции набором генов и интенсивностью отбора.

Таким образом, связь между генетической гетерогенностью популяции и результативностью отбора на резистентность в ней совершенно очевидна. Иначе говоря, факты находятся в соответствии с представлением, что повышение устойчивости к инсектицидам происходит не в результате индивидуального привыкания насекомых к ядам и наследования этого привыкания, а вследствие отбора имеющихся в популяции генов, повышающих резистентность.

К противоположному выводу пришли В. П. Дербенева-Ухова и В. А. Линева (1951), сообщившие о повышении устойчивости комнатных мух к ДДТ в результате их обработки в течение нескольких поколений дозами этого инсектицида, не вызывавшими гибели подопытных мух. С прекращением воздействия устойчивость тотчас же снижалась. Авторы полагают, что отбор в этих опытах был исключен и потому не может служить объяснением повышения устойчивости, которое зато «...легко укладывается в понятие изменений наследственности под влиянием изменений в условиях жизни. Нормальные мухи, попадая в условия, когда они вынуждены контактировать с ядом, постепенно приобретает устойчивость» (стр. 338).

Однако в работе не показано, что индивидуальная устойчивость мух повышалась вследствие их контакта с ДДТ и, следовательно, нет никаких доказательств, что повышение устойчивости их потомков явилось следствием наследования повышенной резистентности родителей. Считать увеличение индивидуальной устойчивости само собой разумеющимся фактом нельзя, так как, наряду с работами, в которых такое увеличение наблюдалось (Гарин, 1952), есть и данные противоположного рода — об отсутствии влияния (E. J. Bond, 1956) или даже о сенсибилизирующем действии предшествующих контактов с ядом (Chang Shen and H. H. Crowell, 1953). Кроме того, в работах В. П. Дербеневой-Уховой и В. А. Линевой (1951) отмечается, что обработка мух имаго инсектицидом приводила к смертности в их потомстве на других стадиях развития, что, конечно, могло вести к отбору. Наконец, неизвестно, не оказывала ли обработка дифференциального влияния на плодовитость мух разных генотипов. До выяснения всех этих вопросов вывод вышеприведенных авторов нельзя считать обоснованным.

4. Вопрос о мутагенности инсектицидов

Если источником повышения устойчивости насекомых к инсектицидам являются имеющиеся в популяции гены, то возникает вопрос, не способствуют ли сами инсектициды возникновению таких генов, иначе говоря, не обладают ли инсектициды мутагенным действием?

Пьелу (D. P. Pielou, 1952) поставил специальные опыты для выяснения вопроса о мутагенности ДДТ и ГХЦГ. Опыты были проведены на Drosophila melanogaster по стандартной генетической методике («Меллер-5»), применяемой для учета частоты сцепленных с полом рецессивных леталей. ДДТ добавляли в виде 1%-ного раствора в этаноле в пищевую среду. Доза составляла $20 : 10^5$ весовых частей ДДТ. При этой дозе гибло около 50% личинок. Учитывались мутации в сперматозоидах самцов дикого типа, развивавшихся в этой среде.

Таблица 1

Частота сцепленных с полом леталей в спермиях самцов D. melanogaster, обработанных ДДТ и ГХЦГ

Воздействие	Число культур F_2	Число леталей	
		абс.	%
ГХЦГ	961	2	0,21
p—p′—ДДТ	1251	2	0,16
Контроль	1570	3	0,19

γ-ГХЦГ использовали в газообразной фазе: его выделяли кристаллы линдана, над которыми под часовыми стеклами помещали самцов дрозофилы. Мутации учитывали в сперме самцов из тех партий мух, в которых смертность была около 50%.

Результаты этих опытов приведены в табл. 1, которая ясно показывает, что ни ДДТ, ни ГХЦГ мутагенной активностью не обладают.

Следовательно, в процессе выработки популяциями насекомых устойчивости к инсектицидам последние играют роль лишь отбирающего фактора.

5. Генотипическая и физиологическая основа устойчивости к инсектицидам

Способ наследования устойчивости, наблюдающийся при скрещивании чувствительных и устойчивых особей из двух определенных линий, зависит от того, какими генотипическими различиями определяется разница в резистентности данных конкретных линий к данному инсектициду. Как известно, разница в резистентности может быть обусловлена различными физиологическими и структурными признаками насекомых. Несомненно, что у наиболее хорошо изученной в этом отношении комнатной мухи один из основных защитных механизмов заключается в наличии у устойчивых к ДДТ мух фермента ДДТ-дегидрохлориназы, отщепляющего от молекулы этого вещества HCl и превращающего его в нетоксичное соединение ДДЭ [2] (R. Metkalf, 1955; W. M. Hoskins and H. T. Gordon, 1956). Между степенью устойчивости мух и их способностью превращать ДДТ в ДДЭ существует ясная корреляция (A. S. Perry, R. W. Fay and A. J. Buckner, 1953). Однако этот механизм, по-видимому, не всегда достаточен для объяснения устойчивости.

На X Международном энтомологическом конгрессе Перри (A. S. Perry, 1956) в своем докладе отметил, что защитные механизмы насекомых могут быть морфологическими, физиологическими или поведенческими. Например, устойчивые линии мух могут отличаться от чувствительных линий по толщине и пигментации лапок, подушечек, мембран на сочленениях лапок, диаметру подушечек, механизму ферментативной детоксификации, активности цитохром-оксидазы, проницаемости кутикулы для инсектицида, скорости проникновения и продвижения последнего к местам его действия, свойствам периферических чувствительных клеток, способности накапливать инсектицид в нечувствительных тканях (например, в жировом теле), выбору насекомыми мест посадки и т. д.

Очевидно, что одни из этих признаков имеют большее, другие — меньшее отношение к резистентности. Например, эффективный механизм ферментативной детоксификации может обеспечить устойчивость насекомого даже при условии, что прочие особенности не предохраняют его от действия яда. Если же такой эффективный механизм отсутствует, то большее значение будут иметь другие признаки, причем, чем больше благоприятных признаков будет иметь насекомое, тем, вероятно, более устойчивым оно будет. Это рассуждение показывает, что в основе различий в устойчивости могут лежать весьма многообразные особенности организмов. А если к тому же учесть, что многие сходные фенотипические различия могут иметь неодинаковую генетическую основу (например, различие между красноглазой и белоглазой дрозофилой может зависеть от гомозиготности последней, либо по гену white, либо по генам cinnabar и brown, либо по vermilion и brown), то станет ясно, что разница между устойчивостью и чувствительностью к какому-либо веществу может в разных случаях иметь весьма различную генотипическую основу.

6. Наследование устойчивости к инсектицидам у комнатной мухи

Имеющиеся в настоящее время данные по наследованию устойчивости к инсектицидам подтверждают правильность изложенных соображений.

---

[2] 2,2 — bis — (p-хлорфенил) — 1,1 — дихлорэтилен.

Действительно, в зависимости от того, какие линии анализируются, устойчивость к какому инсектициду изучается и какой признак используется в качестве критерия устойчивости, генетический анализ приводит к разным результатам. Так, Гаррисон (C. M. Harrison, 1951) изучала наследование устойчивости к ДДТ мух итальянской устойчивой линии, скрещивая их с итальянской чувствительной линией. Использовав в качестве

Таблица 2

Результаты расщепления в F_2 от скрещивания итальянских устойчивых и чувствительных мух (по C. M. Harrison, 1951)

Скрещивание	Число мух S*	Число мух R	Число мух S в %	Отношение отклонения от ожидаемого отношения к средней ошибке этого отношения
R ♂ × S ♀	208	85	71,0	1,58
R ♂ × S ♀	211	83	72,0	1,18
S ♂ × R ♀	75	22	77,0	1,44
S ♂ × R ♀	275	93	74,7	0,13

* Здесь и далее буквой S обозначаются чувствительные особи, а буквой R — устойчивые.

меры резистентности время от начала воздействия до впадения мухи в состояние паралича (knockdown), она получила в F_2 четкое моногибридное расщепление (табл. 2), показавшее, что устойчивость к ДДТ (или, вернее, разница в устойчивости к ДДТ между двумя данными линиями) определяется одним рецессивным геном (точнее, наличием у устойчивых мух рецессивного гена, а у чувствительных — его доминантного аллеломорфа).

В возвратном скрещивании $F_1 \times R$, как и следовало ожидать, было получено отношение 1 : 1.

В следующей работе Гаррисон (1953), кроме итальянских, исследовала также устойчивых к ДДТ мух с о. Сардиния. При скрещивании с итальянскими чувствительными и проверке устойчивости методом нанесения раствора ДДТ на спинку мухи сардинские мухи также дали моногибридное расщепление, и можно было бы думать, что в генетическом и физиологическом отношениях они не отличаются от резистентных итальянских мух. Однако оказалось, что при другом методе испытания — помещении мух на стекло, покрытое осадком ДДТ, сардинские устойчивые мухи почти не отличаются от чувствительных. Таким образом, очевидно, что под влиянием одного и того же отбирающего фактора — ДДТ — в Италии и Сардинии отобрались генотипически и физиологически несколько различные устойчивые формы.

Если же устойчивость учитывалась не по проценту сохранивших подвижность мух, а по проценту выживших, то F_1 было промежуточным, а в F_2 наблюдалась повышенная изменчивость без четкого разграничения на отдельные классы, свидетельствовавшая о полигенном различии между исходными линиями. По-видимому, в соответствии с этим находится и тот факт, что у обеих изученных резистентных линий процесс превращения ДДТ в ДДЭ идет настолько медленно, что не может служить единственной причиной их устойчивости.

Таким образом, уже на примере генетического анализа этих трех линий мы видим, насколько специфична генетическая основа устойчивости разных линий и разных признаков, объединяемых общим понятием «устойчивости».

Другой иллюстрацией этого положения может служить генетическая обусловленность различий в устойчивости к ДДТ резистентных мух из популяции штата Иллинойс (США) и чувствительных мух из линии

«Канберра» (D. A. Maelzer and R. L. Kirk, 1953). Испытания устойчивости мух «Иллинойс» показали, что они распадаются на две категории: «слабых», гибнущих при дозах, не превышающих 4 μг раствора ДДТ на муху (раствор наносился на спинку), и «сильных», выдерживающих значительно бо́льшие дозы. Скрещивание тех и других с мухами «Канберра» показало, что разница в устойчивости «слабых» и чувствительных мух обусловлена полигенно, тогда как высокая устойчивость «сильных» мух зависит от наличия у них одного, сильно действующего доминантного гена, вследствие чего в F_2 наблюдается моногибридное расщепление. Этот вывод подтвердила также Лихтуордт (E. T. Lichtwardt, 1956).

Интересно отметить, что, собрав яйцескладки в разных частях штата Иллинойс, выведя из них мух, испытав их на устойчивость и проведя соответствующие скрещивания, Лихтуорд, Льюс, Деккер и Брюс (E. T. Lichtwardt, W. M. Luce, G. C. Decker and W. N. Bruce, 1955) установили, что доминантный ген устойчивости, найденный Мельцером и Кёрком, широко распространился в популяциях мух данного штата.

О широком распространении в естественных популяциях области Латина (Италия) рецессивного гена, обеспечивающего устойчивость мух к параличу, сообщает Милани (R. Milani, 1955). По-видимому, это тот же ген, который был описан в 1951 г. Гаррисон.

Упомянем еще, что, по данным Барбесгора и Кейдинга (P. Barbesgaard and J. Keiding, 1955), изучавших датскую линию мух, устойчивую к ДДТ, линдану и хлордану, и скрещивавших ее с чувствительной лабораторной линией из лаборатории компании Гейги, разница между ними в отношении устойчивости к ДДТ обусловлена, по-видимому, одним геном, а в отношении устойчивости к линдану и хлордану — полигенно.

Наконец, Джонстон, Богарт и Линдквист (E. F. Johnston, R. Bogart and A. W. Lindquist, 1954), скрещивая устойчивых мух из линий «Орландо» (Флорида) и «Бельфлауэр» (Калифорния) с чувствительной лабораторной линией, обнаружили, что устойчивость потомков F_2 и от возвратных скрещиваний зависит от устойчивости исходной самки F_1. Кроме того, после прекращения обработки мух ДДТ их устойчивость в опытах этих авторов через несколько поколений сильно снизилась. Авторы полагают, что в данном случае разница в резистентности исходных линий обусловлена цитоплазматически.

7. Наследование устойчивости к инсектицидам у Drosophila melanogaster

По генетическому анализу устойчивости к инсектицидам на дрозофиле проведено примерно столько же работ, сколько и на комнатной мухе. Дрозофила использовалась, конечно, как объект, в силу своей генетической изученности особенно удобный для генетического анализа.

Картины наследования резистентности дрозофилы к инсектицидам аналогичны описанным у комнатной мухи. Во многих случаях (F. J. Oppenorth and D. Dresden, 1953; V. Bochnig, 1954; J. C. King, 1954, 1955; J. F. Crow, 1956) скрещивания между чувствительными и устойчивыми линиями, проведенные после более или менее продолжительной селекции последних на резистентность, показали, что разница в устойчивости обусловлена полигенно. Примером такого рода данных могут служить результаты исследования Бохниг (V. Bochnig, 1954), которая вела в течение 60—80 поколений отбор на устойчивость к ДДТ в лабораторной «Берлинской» и природной «Парковой» линиях D. melanogaster. В каждом поколении мухи испытывались на устойчивость, причем продолжительность воздействия постепенно увеличивалась. Во всех опытах устойчивость мух при каждой данной длительности воздействия постепен-

но повышалась, пока выживание не приближалось к 100%. На этом уровне устойчивость оставалась, пока не увеличивали длительность воздействия, после чего отбор начинал опять действовать, и устойчивость вновь повышалась. Скорость повышения устойчивости в разных сериях опытов была различной.

Скрещивание мух из 53—58 поколений отбора показало, что независимо от направления скрещивания устойчивость F_1 промежуточна между устойчивостью родителей, а устойчивость гибридов от возвратных скрещиваний — между устойчивостью F_1 и исходных линий. Отсюда Бохниг сделала вывод, что разница в степени устойчивости мух к ДДТ определяется многими генами, локализованными в разных хромосомах.

Совершенно другую картину получили японские исследователи, изучавшие генетическую обусловленность повышенной устойчивости линий «Фукуока», «Хиконе-R» и «NS-R» к ДДТ, ГХЦГ и никотин-сульфату. Цукамото и Огаки (M. Ogaki and M. Tsukamoto, 1953; M. Tsukamoto, 1953; M. Tsukamoto and M. Ogaki, 1953, 1954) изучали наследование устойчивости линии «Фукуока» к ДДТ и линии «Хиконе-R» к ДДТ и к ГХЦГ. Анализ велся путем скрещивания фенотипически нормальных устойчивых мух с чувствительными мухами из лабораторных линий, у которых хромосомы были маркированы рецессивными мутантными генами. Гибридов скрещивали возвратно с теми же мутантными линиями, и личинок следующего поколения (F_B) воспитывали на двух средах — стандартной и среде, в которую был добавлен инсектицид. Выживание разных классов потомков на стандартной среде зависело только от их относительной общей жизнеспособности, а выживание на среде с инсектицидом — также и от наличия или отсутствия в тех или иных классах хромосом, обусловливающих повышенную устойчивость. На среде с инсектицидом выживали лишь те классы мух, в которых присутствовала хромосома, ответственная за повышенную резистентность.

Работая таким методом, Цукамото и Огаки установили, что повышенная устойчивость линий «Фукуока» и «Хиконе-R» к ДДТ обусловлена наличием у них во II хромосоме одного доминантного гена, локализованного в правом плече хромосомы, приблизительно в локусе 66.

Линия «Хиконе-R» оказалась устойчивой также и к ГХЦГ. Соответствующие скрещивания показали, что локус ответственного за эту устойчивость гена, по-видимому, совпадает с локусом гена устойчивости к ДДТ. Этот неожиданный результат заставил авторов предположить, что механизм действия ДДТ и ГХЦГ, несмотря на химическое несходство этих соединений, тождествен или очень сходен. Однако Хоскинс и Гордон (W. M. Hoskins and H. T. Gordon, 1956), основываясь на сравнительно небольшом повышении устойчивости к ГХЦГ в этом случае, предполагают, что линия «Хиконе-R» обладает не истинной резистентностью к нему, а лишь повышенной «выносливостью».

С линиями «Фукуока» и «Хиконе-R работал также и Осима (Oshima, 1954), но он изучал устойчивость к ДДТ не личинок, а взрослых мух. По его данным, их устойчивость зависит от двух доминантных генов, из которых один, видимо, тождествен гену, описанному Цукамото и Огаки, а другой локализован в III хромосоме. Этот результат показывает, что генетическая обусловленность устойчивости к инсектицидам разных фаз развития насекомых может быть различна.

Интересно отметить, что Осима составил искусственные популяции из устойчивых и чувствительных мух в разных пропорциях и показал, что при свободном размножении даже в отсутствии контакта с ядом устойчивые мухи быстро вытесняют чувствительных. По-видимому, это объясняется как доминированием устойчивости, так и большей жизнеспособностью и плодовитостью устойчивых мух.

В работах Цукамото и Хироёси (M. Tsukamoto, 1955; M. Tsukamoto and T. Hiroyoshi, 1956) было изучено наследование устойчивости двух

линий Drosophila melanogaster к никотин-сульфату. В первой из цитированных работ авторы изучили резистентность линий «Хиконе-R» и NS-R» и путем скрещивания их с чувствительной линией «Кантон-S», а также с рядом чувствительных лабораторных линий с маркированными хромосомами, установили, что резистентность неполно доминирует, не зависит от цитоплазматических различий, не сцеплена с полом и наследуется с III хромосомой. Дальнейшие скрещивания показали, что ген, обусловливающий повышенную устойчивость к никотину, локализован приблизительно на 47-й единице хромосомной карты. Во второй из цитированных работ эти выводы были подтверждены и было, кроме того, показано, что устойчивость к никотину линии «NS-R» (выведенной путем отбора из смеси мух 14 разных японских линий) обусловлена тем же геном, что и устойчивость линии «Хиконе-R». Следовательно, этот ген встречается в разных японских популяциях D. melanogaster.

8. Наследование устойчивости к инсектицидам у других насекомых

Исследований по генетике устойчивости к инсектицидам других насекомых очень немного. Однако, первым насекомым, на котором были поставлены скрещивания с целью выяснения способа наследования резистентности, была не комнатная муха и не дрозофила, а яблонная плодожорка (Carpocaspa pomonella). У этой бабочки уже давно появились популяции, устойчивые к арсенату свинца. Хау (W. S. Hough, 1929, 1934) скрестил устойчивых плодожорок с чувствительными и нашел, что гибриды как первого, так и последующих поколений в отношении устойчивости промежуточны. По-видимому, устойчивость обусловлена полигенно.

Совершенно иная картина была получена Диксоном (R. S. Dikson, 1941) при скрещивании между собой рас красной померанцевой щитовки (Aonidiella aurantii), чувствительных и устойчивых к парам синильной кислоты. Впервые затруднения в борьбе с этой щитовкой при помощи фумигации HCN встретились в 1914 г. в районе Короны. В 1936 г. из Короны была взята в культуру резистентная линия, а из Глендоры (Калифорния) — чувствительная. Через несколько лет Куэйл (H. J. Quayle, 1938) и Линдгрен (D. S. Lindgren, 1941) подтвердили, что свойства этих двух линий в культуре не изменились. Диксон поставил реципрокные скрещивания между чувствительными и резистентными щитовками и получил гибридов F_1, F_2 и F. В общей сложности им были просмотрены и подсчитаны 100 063 особи, из них 62 347 гибридов. Для испытания на устойчивость проводились фумигации при двух разных концентрациях HCN.

Резистентность самок F_1 (испытывались только самки) в обоих реципрокных скрещиваниях была промежуточной, а резистентность F_2 зависела от направления исходного скрещивания: когда самец F_1 происходил от резистентной матери, он функционировал как самец из резистентной линии и полученное от него F_2 было по устойчивости промежуточным между F_1 и исходной резистентной линией. Напротив, самец, происходивший от чувствительной матери, функционировал как чисто чувствительный самец и, соответственно, полученное от него F_2 по степени устойчивости было промежуточным между F_1 и чувствительной линией. Такое наследование говорит об обусловленности устойчивости X-хромосомой: самец F_1 получает ее только от матери и потому не отличается по чувствительности от той линии, из которой происходит мать. Дочери же самцов F_1, т. е. самки F_2 всегда делятся на две категории: одна половина их сходна с самками F_1, а вторая — со своими бабушками по отцовской линии.

Естественно, что такое объяснение предполагает наличие у щитовок

механизма определения пола типа дрозофилы, т. е. гетерогаметности самцов и гомогаметности самок. Судя по литературным данным (F. Schrader, 1928), именно такой тип определения пола свойствен Hemiptera и Homoptera, у самой же A. aurantii Шрадер нашел восемь хромосом, сходных между собой, что, по-видимому, говорит о наличии у щитовки морфологически сходных между собой X- и Y-хромосом.

К очень четким результатам привел также генетический анализ резистентности к инсектицидам у Anopheles gambiae (G. Davidson, 1956).

Из популяции A. gambiae Западного Сокото (Северная Нигерия) была выведена линия, устойчивая к диэльдрину, хлордану, эльдрину, изодрину, эндрину и γ-гексахлорану, но чувствительная к ДДТ. Наследование этой устойчивости было изучено посредством скрещивания устойчивых комаров с чувствительными (из популяции Лагоса). Реципрокные скрещивания показали, что устойчивость неполно доминирует над чувствительностью: резистентные комары в 800 раз устойчивее к диэльдрину и в 26 раз — к ГХЦГ, чем чувствительные, для гибридов же соответствующие показатели равны 30 и семи. Ввиду почти полной стерильности самцов F_1, гибридных самок скрещивали с самцами из исходных линий. Потомков от этих скрещиваний обрабатывали такими дозами диэльдрина и γ-ГХЦГ, которые убивали либо только чувствительных насекомых, либо чувствительных и имевших умеренную резистентность, свойственную гибридам. Применяя такие дискриминирующие дозы, можно было точно классифицировать потомков от возвратных скрещиваний по устойчивости. Во всех скрещиваниях гибридов F_1 с чувствительными комарами потомство состояло из чувствительных и умеренно устойчивых особей в отношении 1 : 1, а в скрещиваниях гибридов F_1 с резистентными — из умеренно устойчивых и резистентных в том же отношении. Монофакториальная обусловленность различия в степени устойчивости данных двух рас подтвердилась и в дальнейших скрещиваниях.

Автор указывает, что ввиду возможности присутствия в природных популяциях особей с разной устойчивостью в разных численных соотношениях, обычно практикуемое определение дозы LD-50 не может дать представления о действительном составе популяции. Целесообразнее найти дозу LD-100 для заведомо чувствительной популяции, применить ее к популяции, устойчивость которой проверяется, и если в последней останутся живые особи, установить степень их резистентности дополнительными испытаниями.

Четкое наследование резистентности к малатиону описано у паутинных клещиков [Tetranychus telarius L. и T. cinnabarinus (Boid.)] и хотя они и не относятся к классу насекомых, о них следует упомянуть. У этих клещиков из неоплодотворенных яиц развиваются гаплоидные самцы, а из оплодотворенных — диплоидные самки. Тейлор и Смит (E. A. Taylor and Smith, 1956) скрещивали резистентных T. telarius из Кренбёри с чувствительными T. telarius из Массачусетса и T. cinnabarinus из Белтсвилля и нашли, что в F_1 самцы (как и следовало ожидать, ввиду их развития из неоплодотворенных яиц) всегда сходны в отношении устойчивости со своими матерями, а самки — всегда устойчивы, независимо от того, получен ли этот признак от отца или от матери. В F_2 самцы всегда расщеплялись на чувствительных и устойчивых в отношении 1 : 1, а самки либо давали такое же расщепление (если самцы F_1 были чувствительны), либо все были устойчивы (если самцы F_1 были резистентны). Очевидно, что устойчивость в этом случае обусловлена одним доминантным геном.

Наконец, опубликованы некоторые результаты изучения наследования устойчивости к хлордану у таракана Blattella germanica (J. M. Grayson, F. E. Jarvis Jr. and M. Levitan, 1956; F. E. Jarvis Jr., J. M. Grayson and M. Levitan, 1957). Авторы определили устойчивость селектированной резистентной и исходной чувствительной линии, гибридов F_1 и F_2, а также - потомков от возвратных скрещиваний гибридов с родительскими

формами. Характер наследования устойчивости говорит об ее обусловленности многими генами. На основании одинаковой способности самцов и самок к передаче устойчивости авторы заключили об аутосомном ее наследовании и об отсутствии влияния цитоплазмы.

9. Заключение

Обзор имеющихся данных по генетике резистентности насекомых к инсектицидам показывает, что различия в степени устойчивости разных рас к ядам могут иметь разную генетическую основу. Во многих случаях различие в устойчивости, как и различия по многим другим количественным признакам животных и растений, обусловлено разницей по многим генам и в соответствии с этим во втором поколении гибридов мы наблюдаем сложное расщепление, характеризующееся повышенной общей изменчивостью и отсутствием четко отграниченных классов потомков. Такого наследования, как мы уже отмечали, и следует ожидать, если данное различие обусловлено несходством по многим признакам, каждый из которых сравнительно слабо влияет на общую резистентность. С другой стороны, необходимо отметить неожиданно высокий (поскольку мы имеем дело с количественным признаком) процент случаев монофакториальной обусловленности повышенной устойчивости. Такие случаи, как мы видели, известны и у комнатной мухи, и у дрозофилы, и у комаров, и у щитовок. Они говорят о существовании у насекомых эффективных защитных механизмов, повышающих устойчивость настолько, что на их фоне влияние второстепенных, несомненно, всегда имеющихся различий, уже не сказывается.

Известно, что у щитовки Aonidiella aurantii такой механизм заключается в изменении физиологии дыхания: у устойчивых к HCN щитовок оно связано не с цитохромоксидазой, а с самоокисляющимся ферментом, не содержащим атомов металла, возможно, флавопротеином или цитохромом b_5 (R. Metkalf, 1955; V. Wigglesworth, 1956). У наиболее резистентных к ДДТ линий комнатной мухи аналогичную роль, возможно, играет наличие ДДТ-дегидрохлориназы. У Anopheles gambiae, напротив, согласно исследованию Брадбери и Стандена (F. R. Bradbury and H. Standen, 1956), устойчивость к γ-ГХЦГ не связана с каким-либо механизмом детоксификации. Наконец, во многих случаях о природе защитных механизмов вообще пока ничего не известно, но можно думать, что четкое моногибридное расщепление по устойчивости служит указанием на их наличие. С этой точки зрения было бы интересно провести физиологическое сравнение линий устойчивых мух, дающих при скрещивании с чувствительными моногибридное и, соответственно, полигибридное расщепление.

Наличие лишь одного описанного случая цитоплазматической наследственности показывает, что, как и другие признаки многоклеточных животных и растений, устойчивость насекомых к инсектицидам сравнительно редко бывает обусловлена цитоплазматически. Однако естественный отбор, создающий устойчивые расы, не пренебрегает ни одним полезным для вида наследственным изменением, независимо от того, с какой частью клетки оно связано. Поэтому у разных видов, в разных популяциях одного и того же вида и по отношению к разным инсектицидам мы и встречаемся со столь различными генетическими механизмами резистентности.

В заключение следует отметить, что упоминавшийся выше эксперимент в природе, невольно проведенный в течение последнего десятилетия работниками, которые вели химическую борьбу с вредными насекомыми, показал, насколько быстро могут происходить эволюционные изменения в популяциях насекомых даже в совершенно необычных направлениях. Он, кроме того, показал, что эти изменения происходят за счет генети-

ческой гетерогенности популяции и их масштабы непосредственно зависят от степени и характера этой гетерогенности. Наконец, он проиллюстрировал всю необоснованность иногда высказывавшегося мнения, будто приспособительные наследственные изменения популяций могут происходить лишь под влиянием изменения естественных факторов, входящих в число условий жизни данного вида. Конечно, инсектициды менее всего подходят под такое определение, однако мы видим, что они играют роль весьма эффективного фактора приспособительного изменения популяций.

ВЫВОДЫ

1. Способность популяций насекомых к приобретению устойчивости к инсектицидам связана с генетической гетерогенностью этих популяций. В генетически однородных линиях отбор на повышение устойчивости не дает результатов.

2. Различия в степени устойчивости разных рас и линий насекомых к инсектицидам в разных случаях имеют различную генетическую основу: моногенную, полигенную или цитоплазматическую, в зависимости от того, какие наследственные изменения были закреплены отбором в процессе создания данной устойчивой расы.

3. Наличие большого числа случаев моногибридного наследования устойчивости свидетельствует о распространенности у насекомых эффективных защитных механизмов, способных резко повысить их устойчивость. Физиологическая природа этих механизмов в некоторых случаях известна, в других еще подлежит выяснению.

4. Изучение генетики приобретенной устойчивости популяций насекомых к инсектицидам вскрывает механизм быстрых эволюционных изменений, происходящих в этих популяциях под влиянием появления совершенно новых факторов (инсектицидов) в среде их обитания.

ЛИТЕРАТУРА

Гарин Н. С., 1952. О приобретенной устойчивости постельных клопов к гексахлорану, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 1.

Дербенева-Ухова В. П. и Линева В. А., 1951. Приобретение устойчивости к ДДТ у комнатной мухи, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 4.

Рукавишников Б. И., 1956. К вопросу о приобретении насекомыми устойчивости к инсектицидам, Изв. ТСХА, вып. XXII.

Babers F. H., 1953. Chemical control and resistance to insecticides by agricultural pests, J. Econ. Entomol., vol. 46, No. 5.

Barbesgaard P. and Keiding J., 1955. Crossing experiments with insecticide-resistant house flies (Musca domestica L.), Videnscab. medd. Dansk. naturhistor. foren. København, vol. 117.

Barlett B. R., 1952. A study of insecticide resistance in strains of Drosophila melanogaster Meig, Canad. Entomologist, vol. 84.

Boching V., 1954. Genetische Untersuchungen zur DDT-Resistenz an Drosophila melanogaster, Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 86, Nr. 2.

Bond E. J., 1956. The effect of methyl bromide on the respiration of the cadelle Tenebrioides mauritanicus (L.) (Coleoptera, Ostomidae), Canad. J. Zool., vol. 34, No. 5.

Bradbury F. R. and Standen H., 1956. Benzene hexachloride metabolism in Anopheles gambiae, Nature, vol. 178, No. 4541.

Brown A. W. A., 1956. Present status and future outlook of resistans of insect vectors of disease to insecticides, Abstracts Tenth Intern. Congress of Entomol., Section 3, Physiol. and Toxicol.

Busvine J. R. and Harrison C. M., 1953. Tests for insecticide-resistance in lice, mosquitoes and house-flies, Bull. Entomol. Res., vol. 44, No. 4.

Chang Shen Chin and Crowell H. H., 1953. Effect of succesive treatments of DDT on individual susceptibility in the American cockroach. J. Econ. Entomol., vol. 46, No. 3.

Crow J. F., 1954. Analysis of a DDT resistant strain of Drosophila, J. Econ. Entomol., vol. 47.— 1956. Genetics of DDT-resistance in Drosophila. Abstracts Intern. Genetics Symposia, Science Council of Japan.

Davidson G. 1956. Insecticide resistance Anopheles gambiae Giles: a case of simple mendelian inheritance, Nature, vol. 178, No. 4538.

Dickson R. C., 1941. Inheritance of resistance to hydrocyanic acid fumigation in the California red scale, Hilgardia, vol. 13, No. 9.

Goldsmith E. D. and Harnly M. H., 1946. The comparative toxicity of thioured to four mutants of Drosophila melanogaster, Sci, 103, No. 2682.
Grayson J. M., Jarvis F. E. Jr. and Levitan M., 1956. Transmission of resistance to chlordane in the German cockroach, J. Econ. Entomol., vol. 49, No. 1.
Haarer A. E., 1950. Cattle ticks breed immunity to poisons, Leather Trades Rev., vol. 95.
Harrison C. M., 1951. Inheritance of resistance to DDT in the house fly, Musca domestica, Nature (London), vol. 167, No. 4256.— 1953. DDT-resistance and its inheritance in the house fly, J. Econ. Entomol., vol. 46, No. 3.
Hawkins W. B., 1956. Selection of larvae of Anopheles quadrimaculatus for tolerance to DDT, J. Econ. Entomol., vol. 49, No. 4.
Hoskins W. M. and Gordon H. T., 1956. Arthropod resistance to chemicals, Annual Rev. Entomol., vol. 1.
Hough W. S., 1929. Studies of the relative resistance to arsenical poisoning of different strains of codling moth larvae, J. Agr. Res., vol. 38.— 1934. Colorado and Virginia strains of codling moth in relation to their ability to enter sprayed and unsprayed apples, J. Agr., Res., vol. 48.
Jarvis F. E. Jr., Grayson J. M. and Levitan M., 1957. Further evidence for autosomal inheritance of chlordane resistance in the German cockroach, J. Econ. Entomol., vol. 50, No. 2.
Johnston E. F., Bogart R. and Lindquist A. W., 1954. The resistance to DDT by houseflies. Some genetic and environmental factors, J. Heredity, vol. 45.
King J. C., 1954. The genetics of resistance to DDT in Drosophila melanogaster, J. Econ. Entomol., vol. 47.— 1955. The integration of the gene pool demonstrated by resistance to DDT, Amer. Naturalist, vol. 89, No. 844.
Knipling E. F., 1953. The greater hazard — insects or insecticides, J. Econ. Entomol vol. 46, No. 1.
Knutson H., 1953. Susceptibility of a normal and an inbred strain of Drosophila melanogaster to dieldrin, toxaphene, DDT, and methoxychlor, J. Econ. Entomol., vol. 46, No. 1.
Lichtwardt E. T., 1956. Genetics of DDT-resistance of an inbred line of houseflies, J. Heredity, vol. 47, No. 1.
Lichtwardt E. T., Luce W. M., Decker G. C. and Bruce W. N., 1955. A genetic test of DDT-resistance in field house flies, Ann. Entomol. Soc. America, vol. 48, No. 4.
Lindgren D. L., 1941. Factors influencing the results of fumigation of the California red scale, Hilgardia, vol. 13, No. 9.
Maelzer D. A. and Kirk R. L., 1953. A preliminary study of the genetics of DDT-resistance in house flies, Austral. J. biol. Sci., vol. 6, No. 2.
Merrell D. J. and Underhill J. C., 1956. Selection for DDT resistance in inbred, labortary, and wild socks of Drosophila melanogaster, J. Econ. Entomol., vol. 49, No. 3.
Metcalf R., 1955. Physiological basis for insect resistance to insecticides, Physiol. Rev., vol. 35, No. 1.
Milani R., 1955. Comportamento ereditario dei caratteri knock-downresistance (kdr) e plexus (plx) in Musca domestica L. (Nota preliminare), Rend. Ist. super. sanita, vol. 18, No. 10.
Ogaki M. and Tsukamoto M., 1953. Genetical analysis of DDT-resistance in some Japanese strains of Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. insect Control, vol. 18, No. 3.
Oppenorth F. J. and Dresden D., 1953. Selection of BHC-resistant strain of Drosophila melanogaster Mg., Bull. Entomol. Res., vol. 44.
Oshima Ch., 1954. Genetical studies of DDT-resistance in populations of Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. insect. Control, vol. 19, No. 3.
Pal P. and Sharma M. J. D., 1953. Laboratory studies on the development of a resistant strain of Musca nebulo, Symp. IX inter. Congr. Entomol., Amsterdam, 1951.
Perry A. S., 1956. Types of DDT-resistance in various strains of the house fly, Abstracts Tenth Intern. Congress of Entomol., Section 3, Physiol. and Toxicol.
Perry A. S., Fay R. W. and Buckner A. J., 1953. Dehydrochlorination as a measure of DDT-resistance in house flies, J. Econ. Entomol., vol. 46, No. 6.
Pielou D. P., 1952. The non-mutagenic action of p-p'-DDT and γ-hexachlorocyclohexane in Drosophila melanogaster (Meig.), Canad. J. Zool., vol. 30.
Quayle H. J., 1938. The development of resistance to hydrocyanic acid in certain scale insects, Hilgardia, vol. II, No. 5.
Schrader F., 1928. The sex chromosomes, Gebrüder Borntraeger, Berlin.
Simmons S. W., 1956. An international programme on the resistance of arthropod disease vectors to insecticides, Abstracts Tenth Inter. Congress of Entomol., Section, 3, Physiol. and Toxicol.
Taylor E. A. and Smith F. F., 1956. Transmission of the resistance between strains of two-spotted spider mites, J. Econ. Entomol., vol. 49, No. 6.
Tsukamoto M., 1953. Inheritance of reisitance to DDT in Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. Insect Control, vol. 18.— 1955. Mode of inheritance of resistance to nicotine sulfate in Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. Insect Control, vol. 20, No. 3.
Tsukamoto M. and Hiroyoshi T., 1956. Further studies on the mode of inheritance

of resistance to nicotine sulfate in Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. Insect Control, vol. 21.
Tsukamoto M. and Ogaki M., 1953. Inheritance of resistance to DDT in Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku. Sci. Insect Control, vol. 18.— 1954. Gene analysis of resistance to DDT and BHC in Drosophila melanogaster, Botyu-Kagaku, Sci. Insect Control, vol. 19, No. 1.
Wiesmann R., 1955. Insektizide und Fungizide, Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtsch., Nr. 83. Diskuss. 37.
Wigglesworth V., 1956. Insect physiology in relation to insecticides, J. Roy. Soc. Arts, vol. 104, No. 4976.

INHERITANCE OF THE INSECTICIDE RESISTANCE IN INSECTS

M. L. BELGOVSKY

Institute of Biological Physics, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

The capacity of insect populations to acquire insecticide resistance is connected with the genetic heterogeneity of these populations. Selection of more resistant individuals in genetically homogeneous strains gives negative results.

The genetical basis of differences in the degree of resistance of different insect races and strains is different in various cases. It can be monogenic, polygenic or cytoplasmic, depending upon hereditary changes that happened to be fixed in the process of formation of the resistant race in question.

The fact that many cases of monogenic inheritance of resistance are known shows that effective protecting mechanisms able to increase sharply insecticide resistance are rather common among insects. The physiological basis of these mechanisms is known in some cases and needs elucidation in others.

The study of the genetics of the acquired insecticide resistance in insect populations leads to the understanding of the mechanism of rapid evolutionary changes taking place in these populations under the influence of quite new factors (insecticides) introduced in their environment.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ УЗКОТЕЛОЙ ЗЛАТКИ (AGRILUS VIRIDIS L.)

О. К. БАСУРМАНОВА
Институт леса Академии наук СССР (Москва)

Явление внутривидовой дифференциации широко распространено среди различных групп насекомых.

На возможность биологической дифференциации в пределах вида в результате питания несколькими видами растений указывал Уэлш (D. Walsh) еще в 1864 г. Опыты Гопкинса (A. Hopkins, 1917) с Dendrocktonus monticola, питающимся на разных видах сосны, также показали возможность возникновения биологических форм под воздействием пищевого фактора. В экспериментах Торпа (W. Thorpe, 1929) с бабочкой Hyponomeuta padella было установлено, что вид представлен двумя расами, одна из которых питается на яблоне, другая — на боярышнике и терне. Н. А. Холодковский (1915) установил наличие близких форм — биологических видов у рода Chermes. И. В. Кожанчиков (1941, 1946) показал возможность возникновения биологических форм на примерах Gastroidea viridula Deg. и Lochmaea capreae L. Г. В. Дмитриев (1951) установил две биологические формы у хмелевого пилильщика: Caliroa annulipes humuli и C. annulipes Klug. При изучении влияния питания на жизнь ивовой щитовки (Chionaspis salicis L.) И. А. Рубцов (1952) получил две биологические формы этого вида.

В одной из последних работ И. В. Кожанчиков (1956), обобщив и систематизировав все имеющиеся по этому вопросу данные, выделил два типа биологических форм у насекомых. Особи одного типа биологических форм внешне сильно дифференцированы и в ряде случаев описываются как особые виды. Вместе с тем под действием условий среды формы эти легко превращаются одна в другую на протяжении ближайших поколений. Другой тип биологических форм характеризуется слабой структурной обособленностью особей, но резко различающимися биологическими особенностями. Эти формы не превращаются одна в другую на протяжении ближайших поколений.

В степных районах кленовые насаждения сильно страдают от узкотелых златок. В Деркульских полезащитных полосах (Ворошиловградская область) клен остролистный поражен этим вредителем на 47, а татарский — на 78,7% (учеты 1956 г.). В Донском лесничестве (Ростовская область) в 1931 г. пришлось вырубить около 70% всего кленового древостоя, настолько сильно он был заражен узкотелыми златками.

В работах Д. В. Померанцева (1937, 1938), Рихтера (1944), А. И. Воронцова (1954) и А. В. Алексеева (1957), а также в справочнике «Вредители леса» (1955), указано, что клены повреждает зеленая узкотелая златка Agrilus viridis L. Однако в последнее время все больше распространяется мнение, что A. viridis L. вид сборный.

В Теллермановском опытном лесничестве, Донском лесхозе и на Деркульской полезащитной станции A. viridis L. повреждает клены остролистный (Acer platanoides L.), полевой (A. campestre L.), татарский (A. tataricum L.) и приречный (A. ginnala Maxim.). Но особи, развивающиеся на кленах остролистном и полевом, по морфологическим признакам и образу жизни отличаются от особей, развивающихся на кленах татарском и приречном. Структурные различия имаго, детально исследованные В. Н. Степановым и А. В. Алексеевым, сводятся к следующему: боковые стороны переднеспинки у жуков с клена татарского равномерно округлены, задние углы несколько сглажены; у жуков с клена остро-

листного боковые стороны переднеспинки неправильно округлой формы, вследствие чего задние углы довольно хорошо обозначены; у особей с клена остролистного вершины надкрыльев вытянуты, у особей с клена татарского, наоборот, округлы; у жуков с клена татарского на надкрыльях (в нижней трети их, вдоль шва) расположены в несколько рядов щетинки, отсутствующие у жуков с клена остролистного; лоб у особей с клена остролистного у́же, чем у особей с клена татарского. По размеру особи с клена остролистного значительно крупнее особей с клена татарского. Отличаются они и по цвету; жуки с клена остролистного зеленые, с синеватым оттенком, жуки с клена татарского оливково-зеленые.

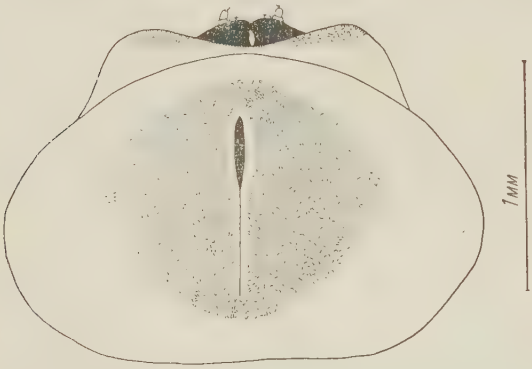


Рис. 1. Опорная площадка личинки A. viridis L., развивающейся на клене остролистном

Исследование личинок показало, что они, также как и имаго, не одинаковы по морфологическим признакам. Утолщенная часть бороздки опорной площадки у личинок с клена остролистного никогда не бывает меньше $^1/_5$ части длины всей бороздки (рис. 1). У личинок с клена татарского утолщенная часть бороздки обычно составляет $^1/_4$ ее, но нередки случаи, когда она равняется $^1/_5$, $^1/_2$ и $^1/_3$ части бороздки (рис. 2). Аналогичная картина получается и при сопоставлении величины зубцов на последнем сегменте брюшка личинки. У личинок с клена остролистного I зубец (тот, который ближе к сегменту) всегда больше II зубца или в редких случаях равен ему, но никогда не бывает меньше (рис. 3). У личинок с клен татарского I зубец чаще всего бывает меньше или равен II зубцу (рис. 4). Размеры личнок как с татарского, так и с остролистного клена колеблются в довольно широких пределах: на татарском — от 10,5 до 14 *мм*, на остролистном — от 11 до 14,5 *мм*. На клене остролистном чаще встречаются личинки размером 12,5—13 *мм*, а на татарском — 12 *мм*.

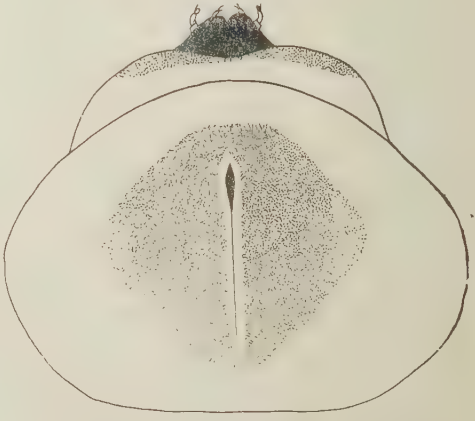


Рис. 2. Опорная площадка личинки A. viridis L., развивающейся на клене татарском

Неодинаково и количество яиц, откладываемое самками на остролистном и татарском кленах, хотя по внешнему виду их колпачки неотличимы. На клене остролистном самка откладывает от 3 до 10 шт. под один колпачок, наиболее часто 6 шт. На клене татарском колебания численности яиц более широкие, чем на остролистном: от 1 до 13 шт., чаще всего под одним колпачком бывает семь яиц (табл. 1).

Так как колпачки на остролистном и татарском кленах по размеру приблизительно одинаковы (на остролистном иногда крупнее), то естественно, что яйца, откладываемые самками на татарский клен, мельче.

Аналогичные данные были получены В. Н. Старком (1955) при подсчете яиц в кладках узкотелых златок с кормовых растений, произрастающих на увлажненных и сухих участках. Среднее число яиц в кладке на увлажненном участке (т. е. в условиях, наиболее благоприятных для произрастания кормового растения) меньше, чем на сухом; при этом на последнем наблюдаются и большие отклонения в количестве яиц в одной кладке.

Развитие златок A. viridis L. на кленах остролистном и татарском проходит по-разному. Лёт жуков с клена остролистного дружный, основная масса их вылетает за несколько дней в 10-х числах июня. На татарском клене такого дружного лёта не наблюдается, жуки вылетают в течение всего лета и даже осенью их можно встретить на листьях клена татарского. О растянутости лёта жуков с клена татарского можно судить по тому, как происходило окукливание на татарском и остролистном кленах (табл. 2).

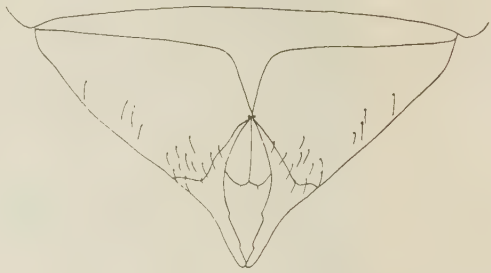


Рис. 3. Опорные отростки личинки A. viridis L., развивающейся на клене остролистном

Растянутость лёта жуков с клена татарского объясняется наличием диапаузы у личинок. При просмотре большого количества деревьев клена остролистного и татарского, взятых с разных пробных площадей, оказалось, что диапауза на татарском клене — явление обычное. Правда, количество диапаузирующих личинок меняется по годам, в зависимости от состояния самого дерева, от степени увлажнения участка и т. д., но даже в самых лучших для данного места условиях как для дерева, так соответственно и для насекомого, на клене татарском можно найти большое количество диапаузирующих личинок. На клене остролистном при благоприятных условиях его произрастания диапаузирующие личинки попадаются единично. Небольшое количество их появляется лишь при ухудшении состояния деревьев.

Рис. 4. Опорные отростки личинки A. viridis L., развивающейся на клене татарском

Характер ходов, проделываемых личинками под корой, на остролистном и татарском кленах тоже неодинаков. Ходы на татарском клене, независимо от диаметра ствола, имеют продольное направление (рис. 5). Петли ходов на остролистном клене короче и более извилисты, чем на татарском (рис. 6).

Таблица 1

Плодовитость Agrilus viridis L. на татарском и остролистном кленах

Порода	Число яиц под колпачком													Всего колпачков
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
	Число подсчитанных колпачков													
Клен остролистный	—	—	6	26	30	52	40	14	20	6	—	—	—	194
Клен татарский	2	—	28	8	16	30	54	16	12	8	4	2	6	186

Таким образом, приведенные данные показывают, что особи с остролистного и татарского кленов не идентичны друг другу. Они отличаются как по морфологическим признакам имаго и личинок, так и по характеру развития, режиму питания, плодовитости.

Таблица 2

Окукливание Agrilus viridis L. на кленах татарском и остролистном

Порода	15—19 мая			23—25 мая		
Клен остролистный	87,6*/105;	85,7/7;	96/48;	96,2/78;	96,4/83;	95,1/41;
Клен татарский	9/55;	0/18;	8/49;	36,9/113;	35,4/65;	19,3/47

* В числителе — число куколок в процентах, в знаменателе — общее количество личинок и куколок с одного ствола

Встает вопрос, представляют ли особи с кленов остролистного и татарского разные виды или биологические формы, возникшие в результате питания на различных кормовых растениях.

По этому вопросу существует несколько мнений. В. Н. Степанов, руководствуясь в основном морфологическими признаками, описывает узкотелых златок с остролистного и татарского кленов как два новых

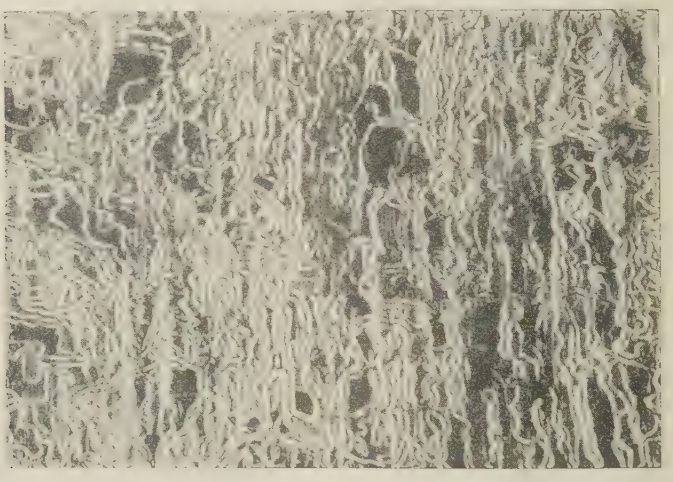


Рис. 5. Характер ходов личинок A. viridis L. на клене татарском

вида (A. basurmanovae и A. campestris); В. Н. Старк считает, что особи с татарского и остролистного кленов представляют собой две биологические пищевые формы нового вида; А. В. Алексеев придерживается мнения, что особи с татарского и остролистного кленов являются одной пищевой формой A. viridis L., m. aceris Alexeev, m. nov., хотя и отличаются довольно четко друг от друга. Сопоставив морфологические признаки особей с остролистного и татарского кленов (которые, несмотря на некоторые различия, имеют общие черты габитуального характера, и один и тот же ареал распространения), а также имеющиеся по этому вопросу

литературные данные и устные сообщения, мы склонны рассматривать особей с остролистного (и полевого) и татарского (и приречного) кленов

Рис. 6. Характер ходов личинок A. viridis L. на клене остролистном

как две пищевые формы A. viridis L., возникшие в результате питания на разных кормовых растениях [1].

Описание личинок Agrilus viridis L., развивающихся на остролистном и татарском кленах

Тело сильно уплощенное и удлиненное, светло-желтого цвета, с темно-бурыми челюстями и опорными отростками.

Переднегрудной сегмент сильно развит, с закругленными краями, охватывающими голову, сверху и снизу сильно уплощен, по ширине равен средним сегментам брюшка. Сверху, на переднеспинке, и снизу, на переднегруди, он имеет по округлой желтоватой опорной площадке. Поверхность этих площадок покрыта микроскопическими хетоидами и пересечена продольной бороздкой. На поверхности бороздки хетоиды отсутствуют. Бороздка светло-бурого цвета, в верхней части расширена. Расширение имеет ромбовидную форму и занимает обычно $^1/_3$ часть бороздки.

Средне- и заднегрудной сегменты развиты значительно слабее переднегрудного и являются наиболее короткими из всех сегментов тела личинки.

Брюшко, как вообще у личинок златок, состоит из 10 сегментов: 9 брюшных и 1 анального; II и III сегменты самые крупные. I сегмент обычно несколько у́же, чем все остальные. На задней половине брюшных сегментов имеются поперечные бороздки, а по бокам — приуроченные к ним морщинки и ямочки. Ямочки довольно крупные, расположены на некотором расстоянии друг от друга, в верхней части сегмента — в 1 ряд, в нижней — в 2 ряда, в виде четырехугольника.

X анальный сегмент треугольной формы, желтого цвета, вершина покрыта волосками и имеет 2 небольших, сильно хитинизированных опорных отростка. Снаружи они сглажены, а с внутренней стороны имеют уступчики. Расстояние между ступеньками равно расстоянию между 2-й ступенькой и вершиной отростка или немного больше.

[1] Приношу искреннюю благодарность В. Н. Старку, В. Н. Степанову и А. В. Алексееву за просмотр материала и ценные консультации.

Дыхательные отверстия в количестве 9 пар расположены по бокам среднегрудного (на брюшной стороне) и первых 8 брюшных (на спинной стороне) сегментов. На заднегрудном сегменте они отсутствуют. Дыхательные отверстия имеют форму почти замкнутого кольца. Дыхальца брюшных сегментов почти одинакового размера, но значительно меньше 1-й таковых среднегрудной пары. Длина личинок колеблется от 11 до 14,5 *мм*.

У личинок A. viridis L. развивающихся на татарском клене, утолщенная часть бороздки обычно составляет $^1/_4$ часть всей длины бороздки (иногда $^1/_5$, $^1/_3$ или $^1/_2$ часть ее); расстояние между ступеньками на зубцах анального сегмента обычно бывает меньше расстояния между 2-й ступенькой и вершиной отростка (но нередки случаи, когда I зубец бывает равен или немного больше II зубца). Длина личинок с татарского клена колеблется от 10,5 до 14 *мм*.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. В., 1957. Златки Сталинградской области (Coleoptera, Buprestidae), Уч. зап. Орехово-Зуевск. педагогич. ин-та, т. V, ф-т естествознания.

Воронцов А. И., 1954. Вредители полезащитных насаждений Нижнего Поволжья. Тр. Ин-та леса, т. XVI.

Вредители леса (справочник). Изд-во АН СССР, т. I, 1955.

Дмитриев Г. В., 1951. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых, Агробиология, № 4.

Кожанчиков И. В., 1941. Об условиях возникновения биологических форм у Gastroidae viridula Deg., Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 6, вып. 4.— 1946. Биологические формы ивового листоеда (Lochmaea capreae L.), Тр. Зоол. ин-та, вып. 1.— 1956. К познанию биологических форм и биологических видов у насекомых, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 5.

Померанцев Д. В., 1937. Вредные насекомые Донского лесхоза, Тр. «АГРЛОС», вып. 1, Лесомелиор. и лесн. хоз-во.— 1938. Узкотелые златки как вредители леса, Лесн. хоз-во, 5(II).

Рихтер А. А., 1944. Обзор златок Европейской части СССР. Зоологич. ин-т АН Армянской ССР, Зоологичн. сборник, III.

Рубцов И. А., 1952. О направленной изменчивости в связи с кормовой специализацией у ивовой щитовки, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 2.

Старк В. Н., Задержка в развитии древоядных видов насекомых и значение ее для определения возрастного состава и сроков вылета популяции, Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 4.

Холодковский Н. А., 1915. Хермесы, вредящие хвойным деревьям, Сельскохоз. моногр., Петроград.

Hopkins A., 1917. Economic investigations of the Scolytid bark and timberbeetles of North America, U. S. Depart. Agricult. Progr. Work.

Thorpe W., 1929. Biological races in Hyponomeuta padella L., J. Linn. Soc. Zool., 36.

Walsh D., 1864. On the phytophagic varieties and phytophagous species, Proc. Entomol. Soc., Philadelphia, 3.

BIOLOGICAL FORMS OF BUPRESTID BEETLE AGRILUS VIRIDIS L.

O. K. BASURMANOVA

Institute of Forest Science, Academy of Sciences of the USSR

Summary

Buprestid beetle A. viridis L. has two biological forms in Don forestry management, Tellermanov experimental forestry and Derkul forest sheltering station. One of these forms develops on Acer platanoides and A. campestre, the other one — on A. tataricum and A. ginnala. These forms differ in the character of their development, the arrangement of passways made by larvae, in their fecundity and in morphological characters of both the adults and larvae. Structural peculiarities of larvae may be seen in figures presented.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

МЕСТА ОБИТАНИЯ И ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК GLYPTOTENDIPES GLAUCUS MG. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. С. КАЛУГИНА

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

Личинки Glyptotendipes glaucus (Mg.) Edwards, 1929 (=pallens var. glaucus apud Goetghebuer, 1937) многочисленны на литорали водохранилищ типа Учинского и Рыбинского: их удельный вес в общей биомассе беспозвоночных животных литорали довольно велик. Личинки G. glaucus часто встречаются в обрастаниях погруженных частей различных гидротехнических сооружений, что представляет интерес в связи с вопросом о качестве водопроводной воды. Они являются пищевым объектом ряда пресноводных рыб. Кроме того, личинки этого вида играют, по-видимому, специфическую роль в балансе органического вещества в водоеме: они минируют отмершие части водных растений и гниющую погруженную древесину, что способствует ускорению разложения этих органических остатков. Настоящая статья посвящена в основном изложению результатов опытов по питанию личинок IV возрастной стадии этого вида.

Работа выполнялась на Учинском водохранилище, на базе Учинской лаборатории Московского водопровода в октябре-ноябре 1953 г. Приношу глубокую благодарность заведующему лабораторией А. В. Францеву за предоставленную мне возможность работать на водохранилище и в лаборатории. За оказанную мне помощь в работе выражаю сердечную признательность Н. Ю. Соколовой.

I. Места обитания личинок

Литературные данные по этому вопросу немногочисленны. Гуэн (F. Gouin, 1936) не считает личинок G. glaucus минирующей формой. Мёйхе (A. Meuche, 1939) находил их в обрастаниях многих озер Гольштинии. Буртт (E. T. Burtt, 1940) находил обычно личинок этого вида в нижних частях погруженных листьев рогоза широколистого (Typha lacustris L.) и особенно часто — в его отмерших, начавших разлагаться листьях. Но, как отмечает автор, личинки не ограничиваются этим местом обитания: они делают ходы также в кусках погруженной гнилой древесины и встречаются во впадинах плавающих стеблей тростника (Phragmites). Синонимика этого вида еще твердо не установлена; приведенные в работах Грипековена (H. Gripekoven, 1914), Мёйхе (A. Meuche, 1939) и Тинеманна (A. Thienemann, 1954) данные о местах обитания личинок тех видов, которые значатся у Гётгебюра (M. Goetghebuer, 1937) как синонимы G. pallens var. glaucus, немногочисленны и не противоречат данным Буртта (E. T. Burtt, 1940).

По нашим наблюдениям, личинки G. glaucus способны к минированию, но они не являются такими узко специализированными минерами как, например, личинки Stenochironomus gibbus Fabr., наблюдающиеся в Учинском водохранилище только в разлагающейся погруженной древесине, или личинки Glyptotendipes imbecillis Walker, встречающиеся преимущественно в свежих тканях стрелолиста и риса. Места обитания и образ жизни личинок G. glaucus отличаются значительно бо́льшим разнообразием. В Учинском водохранилище они населяют довольно разнообразные субстраты, причем обнаруживают способность и к минированию разнообразных субстратов, и к «обрастанию» поверхностей погруженных предметов.

1. Минирование макрофитов. В Учинском водохранилище личинки G. glaucus минируют отмершие, разлагающиеся погруженные части водных растений. Наиболее часты они в отмерших почерневших листьях камыша озерного (Scirpus lacustris L.) и рогоза широколистого (Typha latifolia L.). Они строят здесь типичные мины, сообщающиеся с внешней водной средой двумя или несколькими отверстиями. Изнутри стенки мины оплетены плотной паутинной сеточкой, которая может быть целиком вынута из мины пинцетом. Обилие личинок в отмерших частях этих растений может быть весьма велико. Так, в разлагающихся стеблях камыша озерного на отрезок стебля, равный 10 *см*, иногда приходится до 10 личинок IV возрастной стадии. Личинки G. glaucus не найдены в живых зеленых частях вышеупомянутых растений. В живых листьях ежеголовника простого (Sparganium simplex) и в зеленых черешках листьев стрелолиста обыкновенного (Sagittaria sagittifolia) они встречаются, но в значительно меньшем количестве, чем в отмерших частях камыша и рогоза. В зеленые части стрелолиста и ежеголовника личинки G. glaucus, так же как и личинки G. gripekoveni, обычно проникают через чужие, оставленные обитателями мины. Поэтому число личинок упомянутых видов в стрелолисте и ежеголовнике обычно резко увеличивается после вылета из этих растений их коренных обитателей — минеров: G. imbecillis и Endochironomus tendens Fabr.

2. Минирование погруженной древесины. На дне Учинского водохранилища осталось некоторое количество древесных пней. Многие пни вымыты волнами и их носит сейчас с одного места на другое. Временами они в большом количестве скапливаются на мелководьях. В некоторых местах дно усеяно мелкими древесными остатками — ветвями, корой. Кроме того, в водохранилище имеются такие погруженные деревянные предметы, как сваи пристани, сваи, торчащие из каменной облицовки берегов, бревна волнореза. Наружные размякшие слои всей этой древесины, как правило, обильно минированы личинками G. glaucus.

Личинки живут в древесине как типичные минеры, они не проникают внутрь по щелям или чужим ходам, а строят в ней свои собственные ходы (рис. 1). Ходы личинок идут обычно горизонтально поверхности дерева. Верхний ярус расположен очень близко к поверхности и сообщается с наружной водной средой рядом отверстий, диаметр которых близок к ширине головы личинки. Под первым ярусом лежит второй, под вторым третий и т. д. на глубину всего трухлявого слоя древесины. Из ходов второго яруса отверстия ведут или непосредственно наружу, или в ходы первого яруса, из ходов третьего яруса — или наружу, или в ходы второго яруса (рис. 1). Наружные отверстия часто окружены невысоким «воротничком», возвышающимся над отверстием в виде кратера или печной трубы. Этот «воротничок» личинка строит из постороннего материала, который она собирает с поверхности древесины. Если постороннего материала недостаточно, то личинка отгрызает от наружного слоя древесины щепочки и ими надстраивает свой «воротничок». Добывая материал для постройки «воротничка», личинка часто далеко высовывается

из отверстия своего убежища. Личинки G. glaucus легко передвигаются внутри ходов. Разрушая пинцетом какой-нибудь ход, можно видеть, как потревоженные личинки убегают вдоль по ходу или в отверстия ходов других ярусов. Обилие личинок в древесине может быть очень велико. Так на 200 *г* сырой трухлявой древесины иногда приходится до 90 шт. личинок IV возрастной стадии.

3. Обитание на поверхности погруженных предметов. Для личинок G. glaucus обитание на поверхности различных погруженных предметов в качестве их обрастателей не менее характерно, чем обитание внутри остатков макрофитов и древесины в качестве их минеров. Личинки поселяются на поверхности самых различных предметов: пней, свай, камней, макрофитов. Личинкам G. glaucus, как и многим другим личинкам хирономид, свойственна способность строить трубчатые домики-чехлики. Обычно они строят их в углублениях, щелях, но могут селиться и на ровной поверхности. Чехлики имеют вид не очень длинных трубок, редко превышающих в два раза длину тела личинки. Трубки прикрепляются к твердому субстрату уплощенной стороной по всей своей длине. Оба конца трубки одинаковы. Отверстие трубки личинка обычно сужает до диаметра поперечного сечения тела. Чехлик плотный, упругий и сохраняет постоянную форму. Строится он из плотной прозрачной паутинки и облепляется снаружи посторонним материалом. Прилегающая к субстрату уплощенная стенка остается прозрачной. По форме и способу построения чехлики G. glaucus отличаются от чехликов таких типичных донных пелофилов, как личинки Chironomus anthracinus Zett., Ch. plumosus L., Ch. annularius Mg. и др. В отличие от G. glaucus личинки этих видов не нуждаются в твердом субстрате для построения чехликов. Их домики имеют форму трубок с круглым поперечным сечением, свободно лежащих в мягком или жидком иле, причем концы их поднимаются кверху, к поверхности ила, и открываются наружу двумя отверстиями. В сосуде с водой и тонким (в 1*мм*) слоем ила на дне личинки-пелофилы также могут строить трубки. Но их трубки не прикрепляются так плотно ко дну, как чехлики личинок Glyptotendipes, а лежат почти свободно.

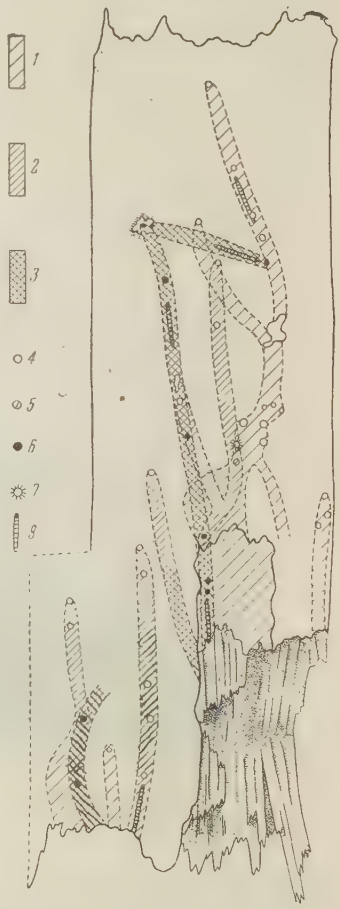


Рис. 1. Ходы личинок G. glaucus в куске коряги

1 — ходы верхнего яруса, *2* — ходы среднего яруса, *3* — ходы нижнего яруса, *4* — отверстие снаружи, *5* — отверстие из верхнего яруса в средний, *6* — отверстие из среднего яруса в нижний, *7* — отверстие снаружи через верхний ярус в средний, *8* — личинка

По нашим наблюдениям, все обитающие в Учинском водохранилище личинки родов Glyptotendipes Kieff. и Endochironomus Kieff. строят чехлики типа чехликов G. glaucus. Знание такой характерной особенности личинок Glyptotendipes, как свойственная им способность строить прикрепленные к твердому субстрату чехлики, помогает понять причину своеобразного распределения в водоемах донных личинок G. paripes Edw.:

личинки этого вида приурочены к твердым или засоренным грунтам (H. H. Wundsch, 1943), так как только там они могут найти подходящий твердый субстрат для прикрепления своих чехликов.

Очень характерным для личинок G. glaucus биотопом являются камни булыжной облицовки некоторых берегов водохранилища (рис. 2). Обращенная к свету сторона камней обрастает сплошным толстым (до 1 *см* толщиной) слоем низших водорослей, нижняя, прилегающая к камню, сторона этого слоя образует плотную темную корку, которая состоит в основном из отмерших водорослей и детрита. Над коркой возвышается толстый слой диатомовых и сине-зеленых водорослей, которые сплетаются

Рис. 2. Булыжная облицовка берега. Осеннее падение уровня воды
Обнажились покрытые обрастаниями камни (полоса темных камней внизу), на которых летом часто встречались личинки G. glaucus

в рыхлую упругую массу. Мы будем называть в дальнейшем весь слой обрастаний «слоевищем обрастаний», нижнюю плотную корку этого слоевища — «подошвой слоевища», а верхний толстый слой живых водорослей — «подушкой слоевища». Чехлик живущей в слоевище обрастаний личинки прилегает своей нижней паутинной стенкой непосредственно к камню. Если содрать слоевище целиком и посмотреть на него снизу, то в подошве слоевища можно увидеть продолговатые прозрачные окошечки, которые и являются нижними стенками чехликов. Через прозрачную стенку чехлика хорошо видно тело личинки. Сверху чехлик скрыт подушкой слоевища, через толщу которой ведут на поверхность два выхода из домика. Заметить сверху отверстия чехлика в подушке слоевища трудно. Затененные боковые и нижние стороны камней остаются необросшими. Живущие на этой поверхности камней личинки имеют полупрозрачные паутинные чехлики, через стенки которых можно легко наблюдать за всеми движениями личинки.

II. Способы питания старших личинок

Фильтрационный способ питания личинок G. glaucus описан Бурттом (E. T. Burtt, 1940). Наши наблюдения над фильтрацией личинок совпадают с данными этого автора. Но, кроме способности к фильтрации, на-

ми была обнаружена у личинок G. glaucus еще способность питаться путем очищения поверхности субстрата около чехлика или близ отверстия мины. Собирая пищу с поверхности субстрата, личинка может почти целиком высовываться из своего убежища, но задний конец ее тела всегда остается внутри чехлика, за внутренние стенки которого личинка продолжает цепляться задними подталкивателями.

Исследование содержимого кишечников старших личинок из водохранилища, сопровождавшееся параллельным исследованием планктона и обрастаний, показало, что в естественных условиях у личинок старших стадий обычно преобладает фильтрационный способ питания. В лабораторных условиях, когда личинка не получает при фильтрации достаточного количества пищи, она может целиком перейти на питание вторым способом. Так, живущие в чехликах личинки охотно поедают лежащую на дне сосуда пищу. Собирая эту пищу, личинки могут высовываться не только через отверстия чехлика, но и непосредственно через его стенки, которые они для этого прогрызают, а затем чинят. Будучи поселены в кусочках слоевища обрастаний, личинки могут полностью перейти на питание подушкой слоевища, которую они непрерывно и энергично грызут.

Прогрызая ходы в гниющей древесине и в тканях водных растений, личинки заглатывают частички этого субстрата. Возможно, что при этом они усваивают некоторые питательные вещества и переваривают бактерий, содержащихся в растительных остатках. Но такой способ питания не является для личинок G. glaucus характерным, он сопутствует лишь процессу построения мин.

III. Влияние температуры на интенсивность питания личинок, суточный ритм питания и скорость прохождения пищи через кишечник

Изучение количественной стороны питания таких организмов, как личинки G. glaucus, связано с известными трудностями, так как питаться нормально личинки могут только, находясь в чехликах, а на построение и ремонт чехликов они используют и данную им пищу, и свои собственные экскременты. Однако способность личинок G. glaucus обитать в описанном выше слоевище обрастаний камней и питаться подушкой этого слоевища дала нам возможность применить удовлетворительную по своей относительной точности методику для изучения некоторых количественных сторон питания личинок.

Условия жизни личинок во время опытов были далеки от естественных, поэтому из полученных в результате опытов абсолютных данных окончательных выводов не делается. Нашей задачей было получить относительные, сравнимые данные, для чего мы старались исключить, по возможности, влияние посторонних, искажающих результаты факторов, создать личинкам однородные (за исключением меняющейся температуры и освещения) условия жизни и питания на протяжении всех опытов.

1. Влияние температуры на интенсивность питания личинок. В качестве корма была использована подушка слоевища обрастаний.

Основным показателем интенсивности питания является, по словам В. Я. Леванидова (1949), сырой вес потребленной за сутки пищи, выраженный в процентах от веса тела животного. Для обозначения этой величины Н. А. Березиной (1946) предложен термин «средний пищевой индекс». К сожалению, в силу специфики биологии изучаемого организма нам пришлось отказаться от применяемого обычно метода взвешивания заданного и оставшегося корма.

Метод кормления личинок, живущих в чехликах, определенными навесками пищи оказался непригодным даже тогда, когда была исключена возможность употребления личинками пищи и экскрементов в качестве строительного материала (для этого личинкам была дана возможность густо облепить до опыта свой чехлик непрозрачным и

несъедобным материалом). При такой методике суточный пищевой индекс должен был бы оказаться сильно заниженным, так как момент внесения пищи не совпадает, по нашим наблюдениям, с началом интенсивного питания личинок. Нормальный ритм питания устанавливается у личинки лишь спустя некоторое время после внесения пищи, учесть же это время практически невозможно. Кроме того, предложенный личинке комочек пищи может во время опыта далеко отодвинуться от чехлика. При этом личинка может перестать питаться, и результаты опыта будут сильно искажены.

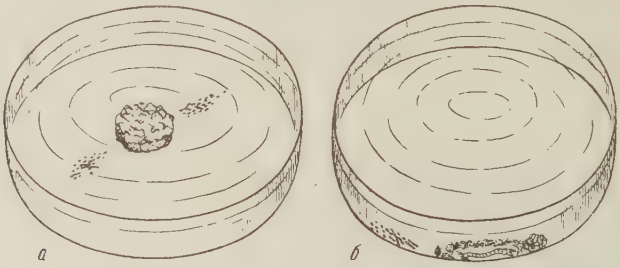


Рис. 3. Основной и контрольный опыты в чашках Петри

а — основной опыт; кружочек слоевища обрастаний в чашке Петри: видны отверстие чехлика и выброшенные личинкой на дно чашки экскременты; *б* — контрольный опыт; облепленный песком чехлик личинки; через прилегающую к стеклу паутинную стенку чехлика видна личинка; справа от чехлика — кусочек подушки слоевища, слева — экскременты личинки

Для того чтобы личинки на протяжении всей серии опытов оставались в одних и тех же условиях и все время имели избыток пищи, мы поселили личинок непосредственно в кусочках слоевища обрастаний. При помощи сверла из слоевища были вырезаны кружочки диаметром в 1,5 *см*, которые раскладывались по одному в чашки Петри с водой (рис. 3). Для опыта мы брали личинок IV стадии с приблизительно одинаковым весом. Пять личинок для опытов были взяты из древесины трухлявого пня и пять — из слоевища обрастаний каменной облицовки берегов. Большее число личинок взять было нельзя, так как мы располагали ограниченным местом для размещения чашек, а в каждую помещали лишь одну личинку.

Будучи посаженной на кружочек слоевища сверху, личинка обычно быстро зарывается в подушку обрастаний и строит в ней свой чехлик. Диаметр кружочка, близкий к длине тела личинки, был выбран умышленно: во-первых, вследствие этого личинки располагали чехлики внутри кружочков одинаково — а именно, по диаметру кружочка, что делало более сходными условия питания личинок в разных чашках, во-вторых, малый диаметр кружочков способствовал тому, что выброшенные личинками из чехликов экскременты падали за пределами кружочков и скапливались на дне чашки, а не терялись среди водорослей кружочка (рис. 3*а*). Чтобы снизить роль фильтрации в питании личинок, вода из водохранилища, которой наполнялись чашки после каждого опыта, профильтровывалась через предварительный фильтр.

Метод взвешивания всего кружочка после опыта с целью определения падения его веса оказался неприемлемым, так как осушение кружочков перед взвешиванием тревожило личинок, заставляло их покидать кружочки, а для сравнимости данных важно было, чтобы личинки оставались в одном и том же положении на протяжении всей серии опытов. Кроме того, получение сравнимых сырых весов кружочков оказалось невозможным вследствие их относительно большого объема, а следовательно, большого количества содержащейся в них влаги. Как выяснилось, амплитуда колебания весовых данных при повторном осушении и взвешивании одного и того же кружочка превышала падение веса кружочка после очередного опыта. Поэтому об интенсивности питания мы судили не по количеству съеденной за сутки пищи, а по количеству выброшенных за то же время экскрементов.

Взвешивание экскрементов производилось следующим образом. По окончании опыта воду с экскрементами сливали из чашек Петри в два сосуда: в один — из чашек с личинками из древесины, в другой — из чашек с личинками из слоевища обрастаний. После того как крупинки экскрементов оседали на дно сосудов, воду осторожно сливали. Остатки воды отсасывали тонкой пипеткой, экскременты собирали и взвешивали на торзионных весах. Определялись сырой и сухой вес экскрементов. Экскременты личинок из древесины и экскременты личинок из слоевища взвешивались отдельно[1]. Осушение экскрементов производилось следующим образом.

[1] Отдельное взвешивание экскрементов личинок из древесины и личинок из обрастаний было применено с целью выяснения того, с одинаковой ли интенсивностью способны питаться обрастаниями личинки, выросшие в обрастаниях, и личинки, выросшие в совершенно иных условиях. Кроме того, весовые данные двух параллельных серий опытов контролировали друг друга.

1. Определение сырого веса. После удаления из сосуда воды все экскременты собирали в один округлый комочек. Комочек переносили на фильтровальную бумагу, где ему быстро придавали стандартную форму диска. Диск держали на бумаге 3 мин. (был применен секундомер), после чего его быстро переносили на чашку весов.

Чтобы осушение шло всегда с одинаковой интенсивностью, при работе соблюдали ряд предосторожностей: осушение производили в комнате с постоянной температурой диску придавали стандартную толщину, бумагу под ним располагали на весу, работу вели всегда одними и теми же инструментами и т. д.

2. Определение сухого веса. Диски помещали в бюксы и осушали в термостате в течение 6 час. при температуре 105°, после чего закрытые бюксы охлаждали в эксикаторе 45 мин. При взвешивании бюксы открывали, и сухие диски быстро переносили на чашечку торзионных весов. Проверка взвешивания на аналитических весах в закрытых бюксах не выявила больших погрешностей при взвешивании на торзионных.

Полученные веса не являются, конечно, абсолютными, но нашей задачей было, как сказано выше, получить лишь сравнимые данные. Результаты же взвешивания сухих экскрементов (табл. 1) подтверждают сравнимость результатов взвешивания сырых экскрементов.

Таблица 1

Зависимость интенсивности питания личинок G. glaucus IV возрастной стадии от температуры

№ опыта	Дата	Условия опыта: т-ра воды в °С	Условия опыта: продолжительность опыта в сутках	Основной опыт*: Общий вес экскрементов от 5 личинок (в *мг*): сырой	Основной опыт*: Общий вес экскрементов от 5 личинок (в *мг*): сухой	Контрольный опыт**: Общий вес в *мг*: данной 6 личинкам пищи (подушка слоевища обрастаний)	Контрольный опыт**: Общий вес в *мг*: экскрементов, выброшенных после поедания пищи	Коэффициент усвоения $K = \frac{P_п}{P_{эк}}$
			Личинки взяты из древесины					
1	16—18.X	22,5	2	91,25	13,25	117,0	67,5	1,733
2	19—21.X	15	2	50,5	8,7	79,0	50,0	1,580
3	21—23.X	22,5	2	86,0	13,25	103,0	65,5	1,573
4	23—25.X	16	2	51,5	8,5	56,5	38,5	1,468
5	25—29.X	9	4	61,5	10,25	—	—	—
6	30.X—3.XI	2—4	4	6,0	0,75	—	—	—
7	3—7.XI	0,25	4	0,25	—	—	—	—
8	7—19.XI	1,5—5,5	12	79,5	13,5	—	—	—
9	19—21.XI	3—4	2	4,0	1,0	—	—	—
10	21—22.XI	19—21	1	33,5	5,5	—	—	—
			Личинки взяты из обрастаний					
1а	16—18.X	22,5	2	70	11,25	120	70	1,714
2а	19—21.X	15	2	43,5	7,5	65	51,5	1,262
3а	21—23.X	22,5	2	82,5	12,75	98	70	1,400
4а	23—25.X	16	2	74	10,75	47,5	36	1,319
5а	25—29.X	9	4	99,5	13,5	—	—	—
6а	30.X—3.XI	2—4	4	3,5	0,75	—	—	—
7а	3—7.XI	0,25	4	0,25	—	—	—	—
8а	7—19.XI	1,5—5,5	12	28,5	5,5	—	—	—
9а	19—21.XI	3—4	2	0,75	—	—	—	—
10а	21—22.XI	19—21	1	30	5,25	—	—	—

* В кружочках слоевища.
** В песчаных чехликах.

Опыты ставились при температуре: 0,25, 2—4, 9, 15—16, 22,5°. Нас беспокоил вопрос, не будут ли результаты опыта сильно искажены вследствие того, что при изменении температуры будет изменяться и отношение веса съеденной пищи к весу выброшенных экскрементов. В литературе имеются данные о том, что усвояемость пищи у животных является величиной стабильной, не зависящей от внешних факторов (Леванидов, 1949). Но колебания могли происходить и за счет иных причин. Поэтому параллельно основному опыту при той же температуре и в тех же условиях ставился кон-

трольный опыт, целью которого было выяснить, как влияет изменение температуры в условиях нашего опыта на отношение веса съеденной пищи к весу выброшенных экскрементов. В контрольном опыте участвовали 12 личинок — шесть из древесины и шесть из слоевища обрастаний. Личинки, рассаженные по одной в чашки Петри, построили здесь чехлики (рис. 3б). Для того чтобы они не употребляли пищу и экскременты для постройки чехликов, им была дана возможность до начала опытов сплошь облепить чехлики песком. В начале опыта к одному из отверстий каждого чехлика подкладывали по кусочку подушки слоевища. Предварительно определяли общий сырой вес шести кусочков, данных личинкам из древесины, и отдельно — общий сырой вес шести кусочков, данных личинкам из обрастаний. Когда пища была полностью съедена, мы собирали экскременты пипеткой и взвешивали их отдельно для личинок из древесины и личинок из слоевища. Воду в чашках меняли после каждого опыта. При постановке контрольного опыта не играло роли, за какой промежуток времени была съедено пища, важно было лишь, чтобы она была съедена полностью; поэтому метод внесения пищи непосредственно перед началом опыта был в этом случае приемлем. Однако необходимость следить за положением комочков во время опытов оставалась в силе. Опыты при температуре 9, 2—4 и 0,25° ставились в таких условиях, где следить за положением содержимого чашек было нельзя. Поэтому эти опыты (№ 5—9, 5а—9а, табл. 1) контрольным опытом не сопровождались, в противоположность опытам (№ 1—4, 1а—4а) при температуре 15—16 и 22,5°.

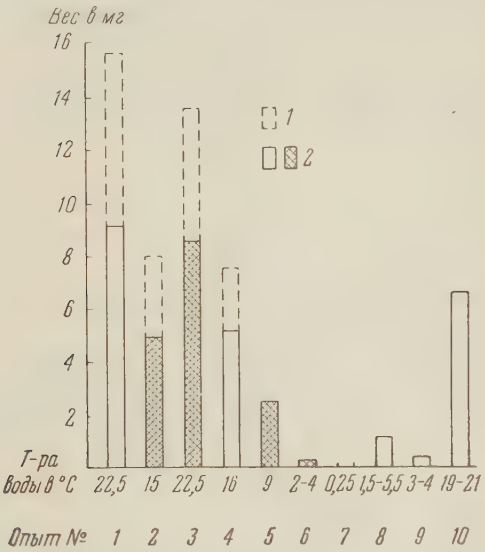


Рис. 4. Влияние температуры на интенсивность питания личинок G. glaucus IV возрастной стадии. Личинки взяты из древесины

1 — средний сырой вес пищи, съеденной за сутки одной личинкой, *2* — средний сырой вес экскрементов, выброшенных за сутки одной личинкой

Исправление при корректуре: на рис. 4 должен быть заштрихован 4-й столбик слева, а не 2-й.

Отношение веса съеденной пищи ($P_п$) к весу выброшенных экскрементов ($P_{эк}$) мы назвали условно коэффициентом усвоения (К). Конечно, этот коэффициент слабо отражает действительный процесс усвоения пищи личинками, но для контроля нашего опыта он вполне пригоден.

В табл. 1 приведены весовые данные, полученные при основных и контрольных опытах, а также коэффициенты усвоения, вычисленные по формуле $K = \frac{P_п}{P_{эк}}$. Как видно из таблицы, коэффициент усвоения никогда не обнаруживает закономерного падения с повышением температуры. В обоих случаях он снижается к концу опытного периода, причем обнаруживает явную тенденцию к увеличению с повышением температуры.

Особенно ясно видно это в опыте с личинками из обрастаний, где увеличение коэффициента с повышением температуры не перекрывается общим уменьшением его к концу периода.

Весовые данные основных опытов пересчитаны на 1 сутки опыта и 1 экз. личинки. С помощью формулы $P_п = K \cdot P_{эк}$ вычислены также средние веса пищи, съеденной за 1 сутки опыта одной личинкой. По этим данным построены диаграммы (рис. 4 и рис. 5).

Как видно из диаграмм, интенсивность питания личинок понижается с падением температуры (см. рис. 4 и 5, опыты № 3—7, темные столбики диаграмм). Мы не ограничились серией опытов с постепенным снижением температуры (опыты № 3—7), а заставляли температуру несколько раз «скакать». Как видно из диаграммы, температурный скачок каждый раз сопровождался адекватным изменением интенсивности питания личинок. Поэтому можно не сомневаться в том, что интенсивность питания личинок снижается в опытах № 3—7 именно вследствие понижения температуры, а не за счет того, что личинки растут и приближаются к окукливанию (перед окукливанием они перестают питаться). Опыт № 10 (рис. 4 и 5), которым была закончена серия опытов, показывает, что спо-

собность к интенсивному питанию не изменилась у личинок к концу подопытного периода. В то же время коэффициенты усвоения свидетельствуют о том, что степень падения интенсивности питания личинок с понижением температуры не является в наших опытах завышенной. Возможно, что она даже несколько занижена, так как колебание весов выброшенных экскрементов (основной опыт) нивелируется параллельным изменением в ту же сторону величины коэффициента усвоения.

Зная вычисленный с помощью коэффициента усвоения вес пищи, съеденной личинкой за сутки опыта, и средний вес участвующих в опыте личинок (10 *мг*), можно приблизительно вычислить средний пищевой индекс личинок. Так, средний пищевой индекс личинок из древесины достигал в наших опытах при температуре 22,5° 158,14%, а при температуре 15° — 79,79%. Средний пищевой индекс личинок из обрастаний достигал при температуре 22,5° 126,68%, а при температуре 15°—54,9%. Эти данные близки к данным Н. В. Пчелкиной (1950), полученным для личинок Endochironomus (средний пищевой индекс — 67%).

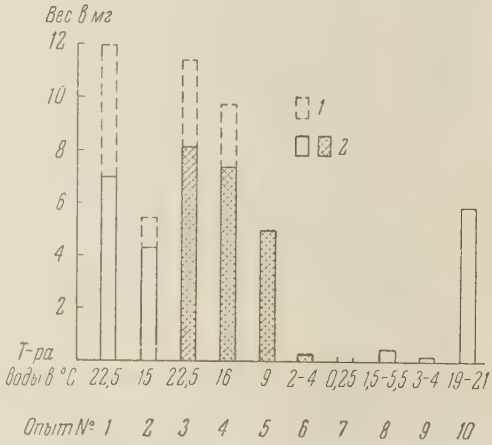


Рис. 5. Влияние температуры на интенсивность питания личинок G. glaucus IV возрастной стадии. Личинки взяты из обрастаний

1 — средний сырой вес пищи, съеденной за сутки одной личинкой, *2* — средний сырой вес экскрементов, выброшенных за сутки одной личинкой

Раздельное взвешивание экскрементов личинок из древесины и личинок из обрастаний дало возможность выяснить попутно, что личинки выросшие в древесине, способны питаться подушкой слоевища с неменьшей интенсивностью, чем личинки, выросшие в слоевище.

2. Суточный ритм питания личинок. В этих опытах, так же как и в предыдущих, мы судили об интенсивности питания личинок по количеству выброшенных ими экскрементов. 15 личинок IV возрастной стадии (средний вес личинки 10 *мг*) были поселены в кружочках слоевища обрастаний. Чашки Петри с кружочками и личинками были помещены в комнату с постоянной температурой 23°. Чашки были накрыты стеклом, профильтрованная вода из водохранилища в них на протяжении всей серии опытов не менялась.

В 7 и 19 час. выброшенные личинками за протекшие 12 час. экскременты тщательно собирали с помощью пипетки и взвешивали по тому же методу, что и в предыдущей серии опытов. Наши опыты дают возможность сравнивать интенсивность питания личинок в периоды с 7 до 19 и с 19 до 7 час. Так как дневное освещение в период проведения опытов (вторая половина ноября) было недостаточным, то мы освещали чашки утром и вечером «дневного» (с 7 до 19 час.) периода электрическим светом. Весь «ночной» (с 19 до 7 час.) период чашки находились в абсолютной темноте. Опыт продолжался 8 суток. Весовые данные, перечисленные на одну личинку, приведены в диаграмме (рис. 6). Взвешивание сухих экскрементов подтверждает сравнимость взвешиваний сырых экскрементов.

Непрерывный подъем активности питания в первые два дня мы объясняем тем, что опыт был начат непосредственно после заселения кружочков слоевища личинками из древесины. К 20 ноября опыт более или

менее «отстоялся», и взвешивания стали давать картину явного, хотя и незначительного, падения активности питания личинок в ночной период. Как видно из диаграммы, общая суточная активность питания продолжала, однако, подниматься до вечера 21 ноября, но подъем этот шел слабее и уже не перекрывал падения интенсивности питания в ночной период. Как видно из диаграммы, общее падение интенсивности питания в ночной период невелико. Если принять за 100% количество экскрементов, выбрасываемое личинкой за целые сутки, то окажется, что в дневную половину суток личинки выбрасывают экскрементов всего на 10% больше, чем в ночную половину суток (средние данные для опытов 22—25 ноября).

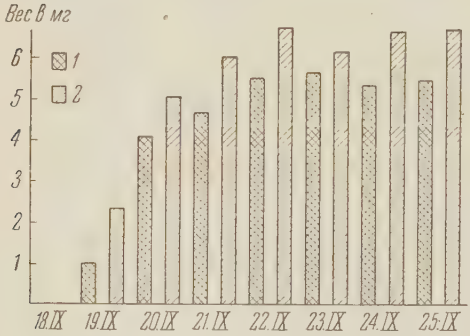


Рис. 6. Суточный ритм питания личинок G. glaucus IV возрастной стадии

1 — средний сырой вес экскрементов, выброшенных одной личинкой за «ночной» период (с 10 до 7 час.), *2* — средний сырой вес экскрементов, выброшенных одной личинкой за «дневной» период (с 7 до 19 час.)

Следует отметить, что в данной серии опытов максимальная интенсивность питания была значительно выше, чем интенсивность питания личинок при температуре 22,5° в предыдущей серии опытов. Используя коэффициент усвоения, полученный в предыдущей серии опытов для 22,5°, можно приблизительно вычислить суточный пищевой индекс для личинок в данной серии опытов. Оказалось, что средний пищевой индекс может достигать 202,8%. Это различие в интенсивности питания не может быть объяснено только влиянием температуры, так как разница в температуре была ничтожной. Здесь сказывается, по-видимому, то обстоятельство, что в последней серии опытов личинки находились в течение нескольких суток в одних и тех же условиях: вода не менялась, кружочки с места не сдвигались, а главное — личинки не испытывали резких температурных колебаний.

Таким образом, приходится еще раз подчеркнуть, что на ритм питания личинок и на интенсивность питания оказывают влияние самые разнообразные факторы, предусмотреть влияние которых сразу не всегда удается.

3. Установление скорости прохождения пищи по кишечнику. Ритм питания личинок хирономид может быть легко нарушен неосторожным вмешательством экспериментатора. Скорость эвакуации содержимого кишечника, по-видимому, зависит у личинок, от интенсивности питания. Если личинка некоторое время не питается (занята ремонтом чехлика, потревожена, лишена пищи), то эвакуация содержимого ее кишечника задерживается. Поэтому представляет известную трудность определение скорости прохождения пищи по кишечнику или определение скорости наполнения кишечника личинок хирономид. Оказалось, что нельзя тревожить личинок перед началом опыта, который сопровождается отсчетом времени: нельзя выгонять личинку из домика, пересаживать из одного сосуда в другой, давать ей пищу непосредственно перед началом опыта и т. д. Неприемлем, по-видимому, и метод пересаживания личинок перед началом опыта с одного питательного субстрата на другой (Бородич, 1952; Константинов, 1954). При такой методике исследования данные о скорости наполнения кишечника и о скорости эвакуации экскрементов оказываются сильно заниженными, так как прежде, чем начать нормально питаться, личинка должна заново построить себе домик, освоиться с новой обстановкой, на что у нее уходит значительное время.

В силу всего изложенного, нам представляется более удобным определять скорость прохождения пищи косвенным путем. Зная, какое количество экскрементов выбрасывает личинка за определенный длительный (снижается степень ошибки!) период нормального ритмичного питания и какое количество экскрементов выбрасывается при полной смене содержимого кишечника, можно вычислить, сколько времени уходит на полную смену содержимого кишечника. При этом можно либо использовать весовые данные, либо, если комочки фекальных масс имеют стандартный размер, подсчитать число комочков.

Крупинки экскрементов личинок G. glaucus имеют форму более или менее одинаковых по размеру шариков. Иногда крупинки склеиваются по две, тогда экскременты имеют бисквитовидную форму. У шести личинок, участвовавших в предыдущем опыте по установлению суточного ритма питания, несколько раз подсчитывалось количество выброшенных за дневной период (12 час.) крупинок экскрементов. Результаты подсчетов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Количество крупинок экскрементов, выбрасываемых личинкой за 12 час. непрерывного питания

№ личинки	22.XI	23.XI	24.XI
	Число крупинок		
1	166	155	174
2	155	173	151
3	246	252	261
4	172	170	218
5	299	330	327
6	244	210	260
В среднем	214	215	232

Количество крупинок, выбрасываемых личинкой при полной смене содержимого кишечника, определялось следующим образом. 10 личинок IV стадии были поселены в чашечках-«солонках» в облепленных песком чехликах. В чашки была налита культура Scenedesmus quadricauda. Личинки питались фильтрационным способом, выбрасывая крупинки ярко-зеленых экскрементов. Когда ритм питания личинок устанавливался, культуру водорослей быстро выливали, чашки ополаскивали, а затем наполняли чистой водой. После этого личинкам предлагали в качестве пищи бесцветные дрожжи. Питаясь дрожжами, личинки продолжали некоторое время выбрасывать ярко-зеленые крупинки экскрементов. После того как личинки начинали выбрасывать бесцветные крупинки, мы подсчитывали зеленые крупинки.

У личинок G. glaucus не происходит, по-видимому, сильного перемешивания пищи в кишечнике, так как цвет крупинок меняется у них довольно резко.

Оказалось, что личинки IV возрастной стадии выбрасывают при полной смене содержимого кишечника от 14 до 17 крупинок экскрементов, а в среднем — 16 крупинок. Значит, за 12 час. непрерывного питания при температуре 23° содержимое кишечника выросшей личинки может полностью смениться около 14 раз, а средняя продолжительность прохождения пищи по кишечнику составляет 52 мин. Таким образом, наши данные о скорости прохождения пищи по кишечнику выросших личинок хирономид далеки от аналогичных данных Н. Д. Бородич (1952) и А. С. Константинова (1954): наполнение кишечников личинок Chironomus f. l. plumosus и Ch. dorsalis происходило в опытах этих авторов в несколько раз медленнее, чем наполнение кишечников личинок G. glaucus в наших опытах. С другой стороны, наши данные очень близки к данным Р. Брука (1930), полученным для личинок малярийного комара Anopheles: автор нашел, что пища в кишечнике личинки Anopheles обновляется через каждые 40—60 мин. Обнаруженная у личинок G. glaucus большая скорость прохождения пищи по кишечнику, сопровождающаяся обильным выделением фекалий, говорит о том, что мы встречаемся здесь с одним из случаев описанного Н. С. Гаевской (1948) энергичного, но мало производительного выедания пищи.

ВЫВОДЫ

1. Личинки Glyptotendipes glaucus Mg. широко приспособлены к жизни на литорали водохранилищ типа Учинского, Рыбинского и т. п. Они минируют макрофиты, разлагающуюся погруженную древесину и ведут жизнь обрастателей различных погруженных предметов.

2. Основными способами питания личинок являются: а) фильтрация воды через паутинную сеточку и б) обскребание поверхности субстрата близ отверстий чехлика или мины.

3. Выросшие в древесине личинки способны питаться обрастаниями не менее интенсивно, чем личинки, выросшие среди обрастаний.

4. Температура оказывает существенное влияние на интенсивность питания личинок G. glaucus. С повышением температуры на 10° интенсивность питания личинок увеличивается приблизительно в два раза. При постепенном понижении температуры интенсивность питания личинок уменьшается равномерно. При температуре 2—4° интенсивность питания личинок ничтожна, при температуре 0,25° питание личинок практически прекращается.

5. В «ночную» половину суток (с 19 до 7 час.) личинки выбрасывают в среднем 45% суточного количества экскрементов.

6. Скорость прохождения пищи по кишечнику личинок высока. При температуре 23° содержимое кишечника может полностью сменяться у личинок IV возрастной стадии каждые 52 мин.

7. Средний пищевой индекс личинок IV возрастной стадии может достигать при температуре 23° 202,8%.

ЛИТЕРАТУРА

Березина Н. А., 1946. Питание личинок стрекоз, Зоол. ж., т. XXV, вып. 6.

Бородич Н. Д., 1956. О питании личинок Chironomus f. l. plumosus и о зимовке их в грунтах спущенных рыбоводных прудов, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. VII.

Брук Р., 1930. К вопросу о питании личинок комаров, Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., т. 10, вып. 1.

Гаевская Н. С., 1948. Трофологическое направление гидроибологии, Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова», Изд-во АН СССР, М.— Л.

Константинов А. С., 1954. Опыт массового разведения Chironomus dorsalis и дальнейшие исследования его биологии, Тр. Саратовск. отд. Касп. филиала ВНИРО, т. 3.

Леванидов В. Я., 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (Asellus aquaticus L.), Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. I.

Пчелкина Н. В., 1950. О питании некоторых водных личинок двукрылых, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. II.

Burtt E. T., 1940. A filter-feeding mechanism in a larva of the Chironomidae, Proc. Roy. Entomol. Soc. London, A, 15.

Edwards F. W., 1929. British non-biting midges, Trans. Entomol. Soc. London, 77, II.

Goetghebuer M., 1937. Tendipedidae (Chironomidae), Subfamilie Tendipedinae (Chironominae). In: Lindner, Die Fliegen der palaearktischen Region.

Gouin F., 1936. Metamorphoses de quelques Chironomides d'Alsace et de la Lorraine, avec la description de trois espèces nouvelles par M. Goetghebuer. Rev. Franç. Entomol., 3.

Gripekoven H., 1914. Minirende Tendipediden, Arch. Hydrobiol., Suppl.-Bd. 2.

Meuch A., 1939. Die Fauna in Algenbewuchs. Nach Untersuchungen in Litoral ostholsteinischer Seen, Arch. Hydrobiol., 34.

Thienemann A., 1954. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftlich Bedeutung der Chironomiden, Die Binnengewässer, Bd. XX, Stuttgart.

Wundsch H. H., 1943. Die Seen der mittleren Havel als Glyptotendipes-Gewässer und die Metamorphose von Gl. paripes Edwards, Arch. Hydrobiol., 40.

ON THE HABITATS AND FEEDING OF LARVAE OF GLYPTOTENDIPES GLAUCUS MG. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) FROM UCHA WATER RESERVOIR

N. S. KALUGINA

Chair of Invertebrate Zoology, Moscow State University

Summary

Habitats of larvae of Glyptotendipes glaucus (Mg.) Edw. 1929 in Ucha water reservoir, feeding habits of these larvae, effect of temperature upon the intensity of feeding, daily rhythm of feeding and the rate of food passage through the intestine were studied. The larvae of G. glaucus mine macrophytes and submerged wood and inhabit the surface of submerged substrates. They feed by means of filtration and by scraping off the surface of the substrate. To elucidate problems connected with the quantitative aspect of feeding, an original technic was applied. The larvae were brought into the layers of fouled substrates which served as their food and the amount of excrements dropped by a larva served as an index of the intensity of its feeding.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

И. Б. БИРМАН

Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (Петропавловск-Камчатский)

В процессе исследований, проводившихся Камчатским отделением ТИНРО в северо-западной части Тихого океана с 4 августа по 11 сентября 1956 г., имевших целью выяснение мест летнего откорма тихоокеанских лососей, получены попутно новые данные о географическом распространении ряда других пелагических рыб, в частности — японского анчоуса, скумбрии, морского леща и сайры.

1. Японский анчоус [Engraulis japonicus (Schleg.)]

Анчоус попадался в выставлявшиеся нами для лова лососей дрифтерные сети (ячея 55—60 *мм*), повисая на тонкой капроновой нити сетного полотна. Сети выставлялись на ночь, у самой поверхности воды. В некоторых случаях, судя по количеству пойманных рыбок, распределенных более или менее равномерно по всей длине дрифтерного порядка, сквозь сети проходили немалые косяки анчоуса.

Анчоуса называют обычно в числе рыб, распространенных амфипацифически, т. е. представленных близкими формами на противоположных берегах Тихого океана, но имеющих разорванный на севере ареал (Андрияшев, 1939). Различают названного выше японского анчоуса и близкого ему E. mordax (Gir.).

Районами распространения E. japonicus (Schleg.) считаются прибрежные воды Японии и Кореи, Японское море (до Александровска-Сахалинского) и заливов Анива (Амброз, 1930; Дружинин и Фридлянд, 1951; Солдатов и Линдберг, 1930; Таранец, 1937); был обнаружен однажды в Авачинском заливе на Камчатке (Линдберг, 1935). Районом распространения E. mordax (Gir.) считают побережье Северной Америки, от нижней Калифорнии до о. Ванкувер. На всем остальном пространстве северной части Тихого океана присутствие анчоуса не предполагалось. Однако в наших уловах анчоус встречался до 175° в. д. — на расстоянии почти 1500 *км* от северной части Курильской гряды и примерно в 2600 *км* от Сангарского пролива (см. рисунок). Очевидно, распространение анчоуса в бассейне Тихого океана значительно шире, нежели принято было считать до настоящего времени.

Всего добыт 31 анчоус; 28 — в районе Алеутской гряды, примерно в 250 милях к югу и юго-востоку от о-вов Ближних, при поверхностной температуре воды 11,1 и 13,2°, остальные — на трех станциях, расположенных вдоль фронта северо-тихоокеанского течения, между 158 и 172° в. д., при температуре воды от 16,4 до 17,7°.

Длина[1] рыбок составляла от 109 до 135 *мм*, в среднем — 121 *мм*. Возраст определить не удалось, так как после пребывания в сетях все анчоусы оказались совершенно лишенными чешуи. Половые продукты как у самок, так и у самцов (первые преобладали) находились в подавляющем большинстве случаев на III стадии развития. Все анчоусы питались, у одного мы нашли в желудке 12 рачков-черноглазок (Euphausia pacifica).

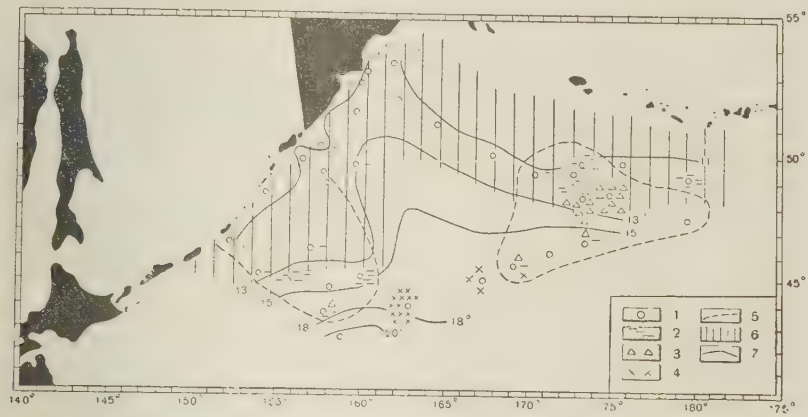


Рис. 1. Распространение некоторых рыб в северо-западной части Тихого океана в августе-сентябре 1956 г.

1 — места дрейфа с сетями; *2* — морской лещ; *3* — японский анчоус; *4* — скумбрия (число значков в каждом случае соответствует числу пойманных рыб); *5* — районы концентрации сайры; *6* — район нагула лососей; *7* — поверхностные изотермы

Район к югу от Алеутских о-вов, где было поймано большинство анчоусов, оказался также местом значительных концентраций неполовозрелой, нагуливающейся кеты и морского леща. В желудках этих рыб анчоусы найдены в количестве от одного до нескольких экземпляров, из чего можно заключить, что концентрации самого анчоуса тоже были немалыми.

Возникает, однако, вопрос, постоянно ли заходит анчоус так высоко на север и всегда ли можно встретить его в океане так далеко от берегов Японии? Не связано ли присутствие анчоуса вблизи Алеутских о-вов с какими-нибудь особыми гидрологическими условиями 1956 г.?

Действительно, в 1956 г. имело место довольно заметное усиление деятельности Куро-Сио: спускаясь от Камчатки вдоль 160-го меридиана на юг, мы достигли вод с поверхностными температурами 18—20° в 1,5—2° севернее тех мест, где они отмечались обычно в прошлом, в частности, например, в 1954 г. (Добровольский, 1948; Богоров и Виноградов, 1955; Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей, 1955). Таким образом, температурные условия 1956 г., несомненно, позволили анчоусу распространиться на север дальше обычного. Однако следует предполагать, что до 48—49° с. ш. анчоус мигрирует и при обычных условиях: надо учесть, что верхняя граница обычного распространения анчоуса в прибрежных водах по восточной и западной сторонам Тихого океана проходит заметно выше — примерно по 51-й параллели, соединяющей Александровск-Сахалинский с северной оконечностью о. Ванкувер.

Что же касается столь далекого распространения анчоуса к востоку от Японии, то мы считаем, что оно постоянно, как постоянно движение на восток основного потока Куро-Сио, несомненно, способствующего та-

[1] Здесь и в дальнейшем приводится длина тела по Смитту, т. е. до конца средних лучей хвостового плавника.

кому распространению. Однако мы не думаем, чтобы анчоусы, встречающиеся в Алеутском районе, мигрировали сюда из японских вод. Они относятся скорее всего к стаду, проводящему жизнь в удаленных от берега районах Тихого океана. Очевидно, они совершают такие же сезонные миграции, как и анчоусы японского моря, а зимуют, по всей вероятности, к югу от тех мест, где мы их ловили,— где-то в области северо-тихоокеанского течения.

2. Скумбрия (Pneumatophorus sp.)

Скумбрия, как и анчоус, причисляется к видам, распространенным амфипацифически. По западной стороне Тихого океана местами обычного распространения ее считаются Японское море, соседние с ним районы Желтого и Восточно-Китайского морей, крайний юго-западный угол Охотского моря с водами Малой Курильской гряды и восточное побережье Японии. Распространение скумбрии в удаленных от берега районах Тихого океана до настоящего времени не предполагалось. Однако в выставлявшиеся нами лососевые сети она попадалась в 1900—2600 *км* к востоку от ближайшего берега Японии; мы проследили ее распространение до 174° в. д.

Всего с 18 до 23 августа поймано 19 скумбрий, все — в зоне смешания субтропических и умеренно холодных вод, в местах с поверхностной температурой воды от 16,1 до 17,8°. Это были неполовозрелые рыбы в возрасте 1 года с небольшим, длиной от 20,5 до 23,5 *см*, в среднем — 22 *см*. Все они питались; у некоторых мы нашли в желудках полупереваренных анчоусов и недавно проглоченных рачков Euphausia pacifica. 16 августа в пункте, примерные координаты которого 42°20′ с. ш. и 160°00′ в. д., мы наблюдали преследование косяка скумбрии косяком других рыб, видимо, тунцов-скипджеков [Katsuwonus pelamis (L.)], два экземпляра которых в этом районе первый и единственный раз за все время работы попались в наши сети. Скумбрию нетрудно было узнать по характеру ряби, производимой ею на поверхности воды.

Поверхностная температура в этом месте была 19,7° (мы находились в области Северо-тихоокеанского течения). Следует предполагать, что в пределах этой области и зоны смешения скумбрия распространена на восток значительно дальше 174° в. д. К сожалению, убедиться в этом воочию мы не имели возможности.

В водах Японии различают, как известно, два вида скумбрии — P. japonicus (Hout.) и P. tapeinocephalus (Bl.), отличающихся друг от друга, в частности, тем, что у первой лучей в переднем спинном плавнике 9—10, а у второй 11—12 (Солдатов и Линдберг, 1930). У нашей же скумбрии насчитывается от 10 до 13 лучей (у 76% особей — 10—11), почему мы и не решаемся отнести ее к какому-либо из названных видов. Весьма возможно, что мы имеем дело с какой-то третьей формой скумбрии, но этот вопрос требует отдельного рассмотрения.

3. Морской лещ [Brama japonica (Hilgend)]

До настоящего времени в бассейне Тихого океана указывались два района распространения морского леща — воды, прилегающие к Японским островам, и побережье Северной Америки от Южной Калифорнии до Юго-Восточной Аляски. С 1938 г. морской лещ неоднократно отмечался на Камчатке, в Кроноцком и Авачинском заливах (Альперович, 1940; Панин, 1951), что ставилось в связь с общим потеплением и пульсацией Куро-Сио.

В наши сети морской лещ попадался на обширном пространстве от Курильской гряды до 180-го меридиана, т. е. до восточной границы обследованного района и, без сомнения, был бы встречен еще дальше. Столь далекое распространение морского леща к востоку от Японии и к западу от берегов Америки — факт, до сих пор не отмеченный.

Всего добыто 56 рыб, из них 31 — в районе Алеутской гряды при температуре поверхности моря от 11 до 11,6°. Почти все остальные (за исключением 4 экз.) пойманы при температурах, не превышающих 13,5°.

Следует отметить, что примерно по поверхностной изотерме 13,5° проходила в это время нижняя граница летнего района нагула кеты и всех лососей вообще, следовательно, морской лещ занимал южную часть этого района. Он конкурирует с лососями в питании, поедая, в частности, анчоусов, сайру и молодь кальмара, численность же его, по всей вероятности, весьма велика. Поэтому вылов морского леща попутно с другими рыбами был бы, по нашему мнению, весьма желателен.

Размеры и вес добытых нами рыб следующие: длина 35,5—44,0 *см*, в среднем 37,8 *см*; вес 900—1500 *г*, в среднем 1103 *г*. Два экземпляра, приобретенных П. Ю. Шмидтом (1931) на Токийском рынке в 1901 г., имели в длину 36,5 и 38 *см*.

Морской лещ представляет несомненный интерес как пищевой продукт и, как известно, кое-где является объектом промысла [например, Br. raii (Bloch.) в Средиземном море].

4. Сайра [Cololabis saira (Brevoort)]

Указывается обычно в числе видов, распространенных амфипацифически: на востоке — вдоль побережья Северной Америки от Южной Калифорнии до Юго-Восточной Аляски, на западе — в Японском море, вдоль восточных берегов Японии и Курильской гряды, и в небольшом количестве в соседних прибрежных районах, например у юго-восточного берега Камчатки, в заливе Анива и т. д.

Однако, по недавним японским данным (Shigene Takajama, 1949), распространение сайры с августа по октябрь прослежено на восток от Японии примерно до 171° в. д., причем указываются три района наибольшей концентрации сайры: один — у северо-восточной окраины о. Хонсю, второй — у южной части Курильской гряды и третий, центр которого находится почти в 1500 *км* к востоку от мыса Эримо (о. Хоккайдо). Нашей экспедицией распространение сайры прослежено еще дальше на восток — до 180-го меридиана, точнее — до пункта, расстояние от которого до мыса Эримо составляет по прямой около 3000 *км* (см. рисунок).

Сайра хорошо ловилась на свет в выставлявшуюся за борт на шестах салачную сетку (ячея — 18 *мм*). Однажды удалось в течение 30—40 мин. поймать таким способом не менее 1,5 *ц* крупной сайры, размером до 31 *см* (чаще всего 27—29 *см* длины). Кое-где встречалась только молодь, среди которой выделялись по размерам две группы: от 14 до 16 *см* и от 20 до 24 *см* длины, соответствующие годовалому и 2-годовалому возрасту. Крупные рыбы оказались уже отнерестовавшимися — половые продукты находились у них на II стадии зрелости. Преобладали самки.

В августе-сентябре (а вероятно, и в июле) распространение сайры у северных пределов ее ареала в значительной степени совпадает с распространением нагуливающихся неполовозрелых лососей. Сайра потребляется ими в пищу. В желудках кеты, например, мы обнаруживали сайру довольно крупных размеров. Ее значение в питании нагуливающихся лососей в конце лета, после сильного разрежения кормового планктона нерестовыми стадами кеты, горбуши и красной, несомненно, весьма велико.

Итак, несомненно, что японский анчоус, скумбрия, сайра и морской лещ распространены на восток от берегов Азии гораздо дальше, нежели принято было считать до настоящего времени, причем внешние факторы, которые могли бы препятствовать их распространению далее 180-го меридиана, вряд ли существуют. Дальнейшие исследования, вероятно, покажут, что перечисленные рыбы не менее далеко распространены к западу от Америки. Этот факт ставит под сомнение амфипацифичность

названных рыб. Непрерывность их распространения в бассейне Тихого океана представляется нам неизбежной — она обусловлена существованием такого важного фактора, как Северо-тихоокеанское течение.

Если сказанное верно, то верно и то, что промысловая ихтиофауна поверхностных вод Тихого океана вдали от берегов Азии и Америки разнообразнее, нежели казалось раньше. Необходимо установить, насколько велика численность населения отдельных видов и какова их доступность для промысла.

ЛИТЕРАТУРА

Альперович М. Л., 1940. Новая теплолюбивая рыба в камчатских водах, Природа. № 7.

Амброз А. И., 1930. Анчоус и его промысловые возможности в заливе Петра Великого, Рыбн. хоз-во Дальнего Востока, № 5-6.

Андрияшев А. П., 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод.

Богоров В. Г. и Виноградов М. Е., 1955. Основные черты распределения зоопланктона в северо-западной части Тихого океана, Тр. Ин-та океанол., т. XVIII.

Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей, Тр. Ин-та океанол., т. XIV, 1955.

Добровольский А. Д., 1948. Карты изотерм северной части Тихого океана, Тр. Ин-та океанол., т. II.

Дружинин А. Д. и Фридлянд И. Г., 1951. Некоторые данные об анчоусе в водах Сахалина, Изв. ТИНРО, т. 35.

Линдберг Г. У., 1935. О нахождении ивася и анчоуса на Камчатке, Природа, № 5.

Новиков Ю. В., 1956. Сайра.

Панин К. И., 1951. О находках морского леща — брамы — новой рыбы для фауны восточного побережья Камчатки, Природа, № 6.

Солдатов В. К. и Линдберг Г. У., 1930. Обзор рыб дальневосточных морей, Изв. ТИРХ, т. 5.

Таранец А. Я., 1937. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод, Изв. ТИНРО, т. II.

Шмидт П. Ю., 1931. Рыбы Японии, собранные в 1901 г. Тр. Тихоокеанск. комитета АН СССР, т. II.— 1948. Рыбы Тихого океана.

Jordan D. S., 1925. Fishes, New York.

Shigene Takajama, 1949. Saury Lift — Net Fishing with Light, Unsccur proc., vol. VII. Wildlife and Fish Resources.

ON THE DISTRIBUTION OF SOME PELAGIC FISHES IN THE NORTHERN PART OF THE PACIFIC

I. B. BIRMAN

Kamchatka Section of the Pacific Research Institute of Fishery Management and Oceanography (Petropavlovsk of Kamchatka)

Summary

Engraulis japonicus (Schlegel), Pneumatophorus sp., Cololabis saira (Brevoort) and Brama japonica (Hilgendorf) the distribution of which was held to be amphipacific were found in the Pacific very far eastwards from the shores of Japan and Kuril archipelago. The distribution of Pneumatophorus spiss followed up to the longitude 174° East, that of E. japonicus — up to the longitude 175° East, that of C. saira (adults and young) and of Brama japonica — up to the longitude 180°, more eastward no observations were carried out.

If one takes in account that equally far from the shore American allied species of the above fishes may be found, one has to suppose that the Pacific range of the above fishes is continuous, i. e. that there are shoals of these fishes dwelling in the far off shore reginos of the Pacific.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

О РАЗМНОЖЕНИИ ДНЕПРОВСКОЙ ЧЕХОНИ В СВЯЗИ С ЗАРЕГУЛИРОВАНИЕМ СТОКА НИЖНЕГО ДНЕПРА

К. С. БУГАЙ

Институт гидробиологии Академии наук УССР (Киев)

Специальных исследований о размножении днепровской чехони раньше не проводилось. В прежних исследованиях можно найти лишь упоминание о местах и сроках ее нереста (Кесслер, 1856; Рябков, 1896; Емельяненко, 1914; Исаченко, 1927; Федий, 1952; Амброз, 1956). Наиболее подробные сведения о размножении чехони приведены у Ф. Ф. Егермана (1929).

В последние годы вопрос о размножении днепровской чехони был изучен сотрудниками Института гидробиологии АН УССР на нижнем Днепре и частично освещен в работах В. И. Владимирова (1953, 1955) и К. С. Бугай (1954).

Учитывая важное значение биологии размножения чехони, особенно в условиях зарегулирования стока таких больших рек, как Волга, Дон и Днепр, стада чехони которых наиболее многочисленны, и принимая во внимание, что зарегулирование стока внесет существенные изменения в условия размножения ее в этих реках, мы считаем необходимым более подробно изложить результаты наших исследований, дополнив их материалами, полученными после зарегулирования стока нижнего Днепра. Это тем более необходимо, что размножение чехони в других водоемах также почти не изучено.

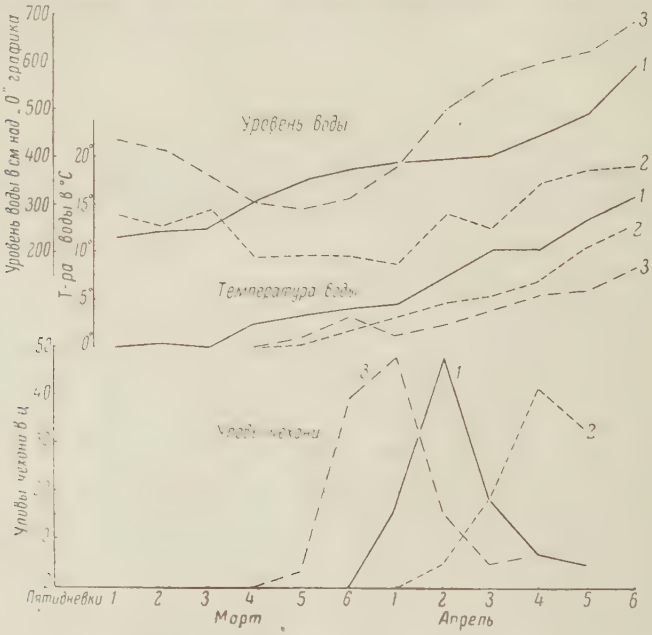
Весенний нерестовый ход и состав производителей

В 1951 г. весенний нерестовый ход чехони в районе с. Малые Гирла (нижнее течение Днепра) начался в последней пятидневке марта, при средней температуре воды за пятидневку около 4° и уровне 350 *см* (см. рисунок). Наиболее интенсивный ход наблюдался с начала первой до конца третьей декады апреля, при температуре воды от 4,8 до 10,2° и уровне от 380 до 420 *см*. После 15 апреля ход начал заметно уменьшаться и ко времени запрета на лов рыбы (23 апреля) почти полностью прекратился. В конце мая все особи обоих полов в уловах имели уже VI—II стадию зрелости половых продуктов.

По величине и характеру паводка, а также по температуре воды 1952 г. значительно отличался от 1951 г. В 1952 г. температура воды в реке держалась около 0° почти до конца пятой пятидневки марта и начала заметно повышаться лишь в последних числах этого месяца. Уровень воды в марте не только не повышался, но даже падал. Наиболее низкий уровень был в период с четвертой пятидневки марта по первую пятидневку апреля. Повышение уровня началось с 5 по 10 апреля, однако с 10 по 15 апреля подъем воды прекратился, а вслед за этим произошло небольшое падение уровня.

Нерестовый ход чехони в 1952 г. районе Малых Гирл начался опоз-

данием, в первых числах апреля, при температуре воды около 3° и уровне от 170 до 270 *см*. Наиболее интенсивный ход наблюдался с третьей по пятую пятидневку апреля при температуре воды 5,1—10,2° и уровне 252—360 *см*. Ход чехони в этом году был растянут и конец его выражен недостаточно четко: единичные экземпляры с невыметанными половыми



Зависимость весеннего нерестового хода чехони от температуры и уровня воды

1 — 1951 г., *2* — 1952 г., *3* — 1953 г.

продуктами встречались в уловах до 12 июня. Сравнительно поздний и растянутый ход чехони в 1952 г. объясняется медленным прогреванием воды в весенний период и малым паводком.

В 1953 г. уровень воды в реке был высоким еще с зимы. В феврале и начале марта он достигал отметки в 450 *см* над «0» графика, т. е. был выше, нежели уровень 1952 г. к концу апреля. В 1953 г. весенний паводок и по величине и по ходу его был почти таким же, как и в 1951 г., однако температура воды весной длительное время была низкой: к концу апреля она достигала 7,7° против 13,2° к этому же сроку в 1952 г. и 16° — в 1951 г. Несмотря на это, весенний нерестовый ход в 1953 г., как и в 1951 г., был ранним и дружным. Начало его отмечено в первых числах последней декады марта при температуре воды от 0 до 1° и уровне около 300 *см*. Наиболее интенсивный ход был в период от конца марта до конца первой декады апреля, при температуре воды 1,5—2,4° и уровне 320—500 *см*. После 25 апреля в уловах не было обнаружено самок с невыметанными половыми продуктами.

Таким образом, движение чехони на места нереста, по наблюдениям в течение трех сезонов на участке реки в районе Малых Гирл, начиналось в третьей декаде марта при температуре воды около 0° и продолжалось при неблагоприятных условиях до июня. Интенсивный ход определялся более сжатыми сроками — от конца марта до конца апреля.

Средняя длина самцов весенней ходовой чехони колебалась от 25,1 *см* в 1951 г. до 27,1 *см* в 1953 г. (табл. 1) [1]. Самый мелкий самец в средних

[1] Здесь и всюду принята длина от конца рыла до начала средних лучей хвостового плавника.

пробах из неводных уловов имел длину 18 *см* и вес 40 *г*, а самый крупный — 34 *см* и 392 *г*. Самки чехони крупнее самцов, что наблюдается у многих карповых рыб. Средняя длина их колебалась от 28,1 *см* в 1951 г. до 29,9 *см* в 1953 г. и вес соответственно — от 210 до 263,7 *г*. Наиболее мелкая самка в средних пробах была длиной 21,5 *см* и весом 105 *г*, а наиболее крупная — 44,5 *см* и 819 *г*. «Гигантов», длиной в 60 *см*, каких наблюдал на нижнем Днепре Ф. Ф. Егерман (1929), нам не приходилось видеть.

Таблица 1

Размерный и половой состав стад чехони нижнего Днепра по годам

Год	Пол	Средн. длина тела, *см*	Колебания длины	Средн. вес тела, *г*	Колебания веса	Число рыб
1951	Самцы	25,1	20,5—33,0	152,8	70—392	365
	Самки	28,1	21,5—44,5	210,0	105—819	336
	Оба пола	26,6	20,5—44,5	118,3	70—819	933*
1952	Самцы	25,4	18,4—34,0	135,8	40—330	1284
	Самки	29,7	22,0—42,5	238,5	104—750	574
	Оба пола	26,6	18,4—42,5	167,5	40—750	1859
1953	Самцы	27,1	24,0—33,0	170,2	130—265	143
	Самки	29,9	26,0—44,0	263,7	137—770	195
	Оба пола	28,8	24,0—44,0	224,0	130—770	338

* В это число вошло 232 экз. без разделения пола.

Возрастной состав производителей был представлен восьмью возрастными группами — от 2 до 9 лет (табл. 2). Особей старше 9-летнего возраста в уловах весенней нерестовой чехони не встречалось. Основными возрастными группами являются 3-х и 6-ти годовалые особи, которые в 1951 г. составляли 98% нерестового стада, в 1952 г. — 98,1% и в 1953 г. — 96,5%. По возрастному составу между самцами и самками также наблюдается значительная разница. Самцы представлены в основном 3-, 4- и 5-годовалыми рыбами, а самки 4-, 5- и 6-годовалыми. Самцы созревают в основном в возрасте 3 лет, а единичные экземпляры даже и в 2-летнем возрасте, тогда как самки созревают в основном в возрасте 4 лет, и лишь небольшое количество их может созревать в 3-летнем возрасте. В 1951 г. 3-летние самки в стаде весенней нерестовой чехони составляли в средних пробах из неводных уловов всего 0,9%, в 1952 г. — 2,2% и в 1953 г. — 0,5 %.

Таблица 2

Возрастной состав (в %) производителей весенней ходовой чехони по годам

Возраст (лет)	1951 г.			1952 г.			1953 г.		
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
2	—	—	—	0,4	—	0,2	—	—	—
3	6,5	0,9	3,9	36,8	2,2	25,1	3,5	0,5	1,8
4	55,4	29,7	43,2	19,5	8,4	15,7	83,2	43,1	60,0
5	35,0	47,9	41,1	38,7	55,6	44,5	9,8	20,0	15,7
6	3,1	17,3	9,8	4,6	28,8	12,8	2,1	31,3	19,0
7	—	3,1	1,5	—	4,4	1,5	1,4	3,6	2,6
8	—	0,7	0,3	—	0,3	0,1	—	1,5	0,9
9	—	0,4	0,2	—	0,1	0,1	—	—	—

Для сравнения приводим данные по созреванию чехони из других водоемов. Донская чехонь созревает в возрасте 4 лет (Тихонов, 1928), аральская — 3 (Никольский, 1938), куринская — 2 (Смирнов, 1943), волжская — 3—4 (Лукин и Штейнфельд, 1949) и ильменская — 3 (Домрачев и Правдин, 1926).

Плодовитость

Индивидуальная плодовитость чехони нижнего Днепра, вычисленная для 83 самок длиной от 23,5 до 44,5 *см* (в среднем 29,9 *см*), колебалась от 4648 до 72270 икринок, а на единицу веса тела рыбы приходилось от 33 до 134 икринок (в среднем 69). Абсолютная индивидуальная плодо-

Таблица 3

Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости днепровской чехони от длины тела

Линейные группы, *см*	Абс. плодовитость			Относит. плодовитость			Число рыб
	средн.	макс.	мин.	средн.	макс.	мин.	
23—25	7275	11068	4648	59,3	69,0	38,7	6
25—27	10677	19433	5984	56,6	86,0	39,0	5
27—29	11600	19152	6432	67,6	128,0	35,0	25
29—31	16812	28416	10920	70,3	120,0	50,0	23
31—33	23540	44208	14379	60,4	65,9	52,3	13
33—35	23424	35300	13292	83,6	134,0	58,8	5
35—37	37534	37900	37100	74,5	95,6	33,0	2
37—39	41138	45032	37245	86,0	102,0	70,0	2
39—41	50261	—	—	89,6	—	—	1
41—43	—	—	—	—	—	—	—
43—45	72270	—	—	90,9	—	—	1
23—45	29453	72270	4648	73,9	134,0	33,0	83

витость увеличивается с увеличением размера тела рыбы (табл. 3). Для сравнения приводим данные по плодовитости чехони одинаковых размерных групп из разных водоемов (табл. 4).

Таблица 4

Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость чехони из разных водоемов

Водоем	Длина рыб, *см*		Автор
	27—29	30—31	
	Плодовитость в тыс. икринок		
Нижний Днепр	11,6	16,8	Наши данные
Дон	10,0	18,0	Тихонов (1928)
Средняя Волга	14,9	23,8	Лукин и Штейнфельд (1949)
Нижняя Кама	15,1	23,6	То же
Аральское море	31,0	35,1	Летичевский (1946)
Рыбинское водохранилище	22,1	31,4	Сергеев, Пермитин, Ястребков (1955)

Икра чехони крупная, средний диаметр неразбухшей икринки равен 1,49 *мм* (1,18—2,01). Оплодотворенная икра в воде очень быстро разбухает и уже спустя час после оплодотворения вместе с оболочкой достигает в диаметре 5 *мм* и больше, увеличиваясь, таким образом, в 3—3,5 раза. Икрометание у днепровской чехони разовое.

То же отмечено и для волжской чехони (Лукин, 1949). Чехонь Аральского моря и его бассейна нерестится порционно (Летичевский, 1946;

Максунов, 1956). Известны также случаи переходного типа икрометания у чехони (Дрягин, 1940; Сергеев, Пермитин, Ястребков, 1955).

Места, условия и сроки размножения

Относительно мест нереста чехони нет единого мнения. Одни утверждают, что она нерестится в самой реке (Рябков, 1896; Терещенко, 1912; Емельяненко, 1914; Крыжановский, 1949; Танасийчук, 1950), по мнению других, местами нереста чехони являются залитые участки поймы (Егерман, 1929; Лукин и Штейнфельд, 1949; Владимиров, 1953, 1955; Бугай, 1954; G. Antipa, 1909; C. S. Antonescu, 1934; S. Cărăuşu, 1952 и др.). Существует мнение, что она нерестится как в самой реке, так и в залитой пойме (Тихонов, 1928; Шуколюков, 1932; Монастырский, 1949). Интересные сведения сообщает по этому вопросу Г. В. Никольский (1940), наблюдавший в Аральском море чехонь с текучими половыми продуктами при солености около 10‰. По-видимому, условия размножения чехони в разных водоемах весьма различны.

Впервые нерестилище чехони было обнаружено нами 27 мая 1952 г. в пойме Днепра на участке около с. Малые Гирла, который представлял собой перекат из Перевалочного озера в одноименный с ним бакай[2]. Преобладающие скорости течения на нерестилище, измеренные вертушкой, колебались от 0,28 до 0,48 *м/сек.* в некоторых местах они достигали 0,72 *м/сек*; глубины колебались от 20 до 50 *см*, температура воды — от 16,3 (в 7 час. утра) до 21° (в конце дня); грунт твердый, задернованный. Почти со всех сторон нерестовая площадь была окружена густыми зарослями молодой ивы, изредка — кустами аморфы (Amorfa fruticosa). Из других растений, часто встречавшихся здесь, следует отметить: мятлик болотный (Poa palustris), молочай болотный (Euphorbia palustris), веронику длиннолистную (Veronica longifolia), полынь (Artemisia), подмаренник болотный (Galium palustre), жеруху (Nasturtium officinale); ирис водяной (Iris pseudacorus), ежевику (Rubus caesius) и др.[3].

Несмотря на значительное течение на местах нереста, здесь было обнаружено довольно много икры, оставшейся среди вегетирующей растительности, остатков отмерших растений и стеблей ежевики. За один замет скребком на нерестилище ловилось до 15 икринок чехони. Особенно много икры мы находили в густом покрове мятлика, который ко времени залития поймы был достаточно хорошо развит. Значительная часть икры все же сносится с нерестилищ в места с замедленным течением или полным отсутствием его. Так, например, лов икорной сеткой с диаметром входного отверстия 0,5 *м* в ерике ниже нерестилища за 17 мин. дал 10 икринок чехони. Некоторая часть икры, увлекаемая течением, выносится с поймы в русло реки или ее рукава, где она и продолжает развиваться. Лов икорной сеткой на выходе из поймы в Речище (рукав Днепра) за 10 мин. дал четыре икринки чехони. Мертвые икринки на нерестилище составляли 11%. Необходимо отметить, что за период с 27 мая по 2 июня на нерестилище было поймано только пять личинок чехони и все они были только что вылупившимися.

Следовательно, личинки сносятся с нерестилищ сразу же после вылупления их из икры, чему способствует течение воды на нерестилищах и само поведение личинок.

Нерест чехони в районе с. Малые Гирла в 1952 г. происходил и в других местах, из которых наиболее важными являются Шпаковый перекат, Красный перекат и Закитный перевал (со слов рыбака Калько).

В 1953 г. на описанном выше нерестилище нереста чехони не было вследствие того, что в период ее размножения здесь были большие глу-

---

[2] Пониженная удлиненная часть поймы.
[3] Растения определены К. К. Зеровым.

бины и очень незначительное течение. Однако тут по-прежнему размножались щиповка и уклея.

Нерестилище чехони, обнаруженное в районе с. Малые Гирла в 1953 г., также было расположено в пойме на залитой гряде. Глубины на нерестилище во время исследования (23 мая) колебались от 0,5 до 1 *м*. Травянистая растительность почти отсутствовала вследствие того, что пойма была залита до развития растительности. Не было на нерестилище также остатков прошлогодней растительности. Грунт твердый, задернованный. Древесная растительность к этому времени была убрана по плану расчистки поймы под водохранилище. Скорости течения, измеренные поплавками Митчеля, колебались от 0,16 до 0,19 *м/сек*, температура воды, по измерениям от 10 до 14 час. колебалась от 18,5 до 19°, pH от 7,3 до 7,4, количество кислорода составляло 10,85 *мг/л*, или 112,4% насыщения. Плотность икры на нерестилище была незначительной: скребком или икорной сеткой нам удавалось выловить здесь не более одной икринки (а чаще — ни одной). Икра встречалась на площади 4500—5000 $м^2$. Мертвой икры и личинок на этом нерестилище мы не обнаружили.

Найдены места нереста чехони также на участке реки ниже строившейся Каховской плотины. Впервые икра чехони здесь была поймана 5 мая 1955 г. в Подстепном лимане около с. Отрада Каменская на недавно залитой пойме. Глубина на нерестилище была 20—35 *см*, температура воды в полдень — 18,2°, течение отсутствовало. Грунт очень сильно задернован. Из луговой растительности преобладали злаковые, а также лапчатка ползучая (Potentilla reptans), вербейник (Lysimachia vulgaris) и др. Во время исследования икра была уже на стадии оформляющегося зародыша. По-видимому, чехонь отнерестилась во время залития поймы, когда здесь существовали местные токи воды. Течение прекратилось лишь после того, как пониженные участки поймы заполнились водой. Особенно много икры чехони было найдено в 1955 г. в пойме на Казацком острове со стороны Днепра, недалеко от гирла Собецкого лимана. Здесь было обнаружено два сходных между собою нерестилища. Оба они представляли собой перекаты через прибрежную гряду. В период подъема паводка вышедшая из берегов вода через прибрежную гриву устремилась в пойму и образовала многочисленные перекаты со значительным течением и небольшими глубинами. Измеренные вертушкой скорости течения на глубине 25—30 *см* в этих местах колебались от 0,14 до 0,55 *м/сек*, температура воды в течение нескольких дней была около 14°, pH — 7,8, содержание кислорода в воде 8,35—8,47 *мг/л* или 86,36—90,69% насыщения. Из растительности наиболее распространенными были злаковые, преимущественно мятлик болотный (Poa palustris). Кроме того, часто встречались: молочай болотный (Euphorbia palustris), окопник (Symphytum officinale), ирис (Iris pseudacorus), осот (Sonchus paluster), лютик болотный (Ranunculus paluster), звездчатка (Stellaria), будра плющевидная (Glechoma hederacea), жеруха (Nasturtium officinale) и др.

Кроме травянистой растительности, на нерестилище были поросли молодой ивы (Salyx alba), а у самого берега — заросли камыша (Fragmites communis).

Описанные здесь нерестилища во многом сходны с нерестилищами верхнего участка нижнего Днепра.

Места и сроки нереста чехони на среднем Днепре аналогичны описанным выше. Впервые на этом участке реки они были обнаружены М. А. Полтавчуком в 1948 г. в районе с. Триполье. По его наблюдениям, места нереста чехони здесь также представляли собой залитые участки поймы с хорошо развитой луговой растительностью. Из таких нерестилищ на участке поймы в районе с. Триполье М. А. Полтавчук отметил Ржавый завал и Новосельский перевал. На указанных местах нерест чехони

происходил в ночь с 24 на 25 апреля при температуре воды 15°, скорости течения 0,2 *м/сек*, на глубине от 0,5 до 0,75 *м*, при pH — 7,75 и содержании кислорода 8 *мг/л*, или 77,4% насыщения. По-видимому, и здесь имеет место вынос икры и личинок в русло реки.

Помимо исследований в пойме, нами велись наблюдения также и в реке. Для этого были использованы материалы систематических ловов икры и личинок рыб икорными сетками. Материал собирался экспедицией отдела ихтиологии Института гидробиологии АН УССР в течение всего сезона в 1951 и 1952 гг. на 3 наблюдательных пунктах, а в 1953 г. — на одном. Пробы брались один раз в 4 дня на четырех станциях (две у берегов и две на середине реки) на разных глубинах, от поверхности до дна. При этом измерялись температура воды, скорость течения, глубина и прозрачность воды. Лов продолжался 10—15 мин. Данные ловов икры и личинок в реке икорной сеткой приведены в табл. 5.

Таблица 5

Количество икринок и личинок чехони, пойманных икорной сеткой на различных участках нижнего Днепра

Участки реки	1951 г.			1952 г.			1953 г.		
	Количество		Число ловов	Количество		Число ловов	Количество		Число ловов
	икринок	личинок		икринок	личинок		икринок	личинок	
У с. Большие Гирла	3	67	221	195	98	222	19	77	207
У г. Берислава	7	174	185	14	108	214	лова не было		
У г. Херсона	6	48	291	1	35	308	То же		
Всего	16	289	697	210	241	744	19	77	207

Проведенные наблюдения показали, что нерест чехони на нижнем Днепре происходил на участке от Херсона до Запорожья, как об этом можно судить по наличию икры и личинок ее в реке; основной нерест был на участке выше Каховской плотины. Особенно важными участками для размножения чехони до зарегулированного стока являлись Конские и Базавлукские плавни.

В средние по водности 1951 и 1953 гг. дрейф икры был выражен слабо, наоборот, в маловодном 1952 г. наблюдался более значительный вынос икры с нерестилищ.

О том, что дрейфующие в реке икринки чехони действительно вынесены с нерестилищ, а не выметаны чехонью в реке, свидетельствует почти полное отсутствие икринок на стадиях разбухания и начала дробления. Единственный случай поимки икринки на стадии разбухания был в 1953 г. в районе с. Малые Гирла, где основные нерестилища чехони находились вблизи постоянных станций, на которых производился лов икорной сеткой в реке.

Вместе с икрой дрейфуют также и личинки, причем количество последних больше, нежели икры, и появляются они в уловах иногда задолго до появления икры. Так, в 1951 г. на участке у с. Малые Гирла дрейф личинок чехони начался 6 мая, ниже, на участке у г. Берислава — 7 мая, а еще ниже, у Херсона, — 10 мая. Дрейф икры в этом же году у с. Малые Гирла начался со второй половины мая, в районе Берислава и Херсона — только в конце мая. Большинство личинок чехони с первых дней появления их у с. Малые Гирла уже не имело желточного мешка, что соответствует 7—10-дневному возрасту их после вылупления, хотя значительное количество личинок было также и с большим желточным мешком.

Таким образом, по 3-летним наблюдениям за нерестом и дрейфом икры и личинок чехони, а также по состоянию половых продуктов производителей, можно судить, что нерест днепровской чехони, при благопри-

ятных условиях начинается в середине апреля при температуре воды в реке около 12° и заканчивается в первой половине июня при температуре воды около 22°. При менее благоприятных условиях нерест чехони начинается либо в первых числах третьей декады апреля при температуре воды около 10°, как это было в 1953 г., либо в конце апреля при температуре воды около 14°, как это было в 1952 г. Заканчивается нерест соответственно либо в середине июня при температуре воды 25°, либо в конце этого же месяца при температуре воды 22°. В многоводные годы нерест чехони проходит в более сжатые сроки и распространяется на бо́льших участках поймы, чем в маловодные годы.

Нерест чехони в первый год после сооружения Каховской ГЭС

Изучение условий размножения рыб в нижнем Днепре, в том числе чехони, продолжалось и в 1956 г., в условиях зарегулированного стока Каховской ГЭС (Днепр был перекрыт 7—8 июля 1955 г.). Исследования на пойме производились на участке протяженностью около 15 *км* от плотины до с. Львово, а лов икры и личинок — на двух пунктах — у с. Днепряны (в 7 *км* от плотины) и у г. Херсона (около 55 *км* от плотины). Прежде чем перейти к описанию полученных данных, отметим коротко гидрологические особенности реки во время проводившихся наблюдений.

Весенний паводок в 1956 г. был большим, а кроме того, водохранилище не было заполнено до проектной отметки, и, следовательно, весенний сток не был зарегулирован полностью. Значительная часть весеннего паводка была пропущена в нижний бьеф через водосливную плотину. Сброс воды через плотину в начале паводка был очень неравномерным, что способствовало значительному колебанию уровня воды в нижнем бьефе. Так, например, с 6 по 7 апреля вода поднялась на 80 *см*, а в следующие два дня она упала на 86 *см*. Интенсивный и все нарастающий сброс воды начался со второй пятидневки мая и продолжался до середины месяца. Максимальный уровень воды в нижнем бьефе (298 *см*) был отмечен 15 и 16 мая.

Такой характер паводка способствовал тому, что пойма ниже плотины была залита быстро, примерно в течение 10 дней. Особенно важно отметить крайне резкое падение уровня воды на пойме, начавшееся с 26 мая.

Весна в 1956 г. была холодной, поэтому прогрев воды происходил медленно: к концу апреля температура воды в реке достигала всего 11° (10.4—11,2°). Несколько раз в течение апреля и мая временное потепление сменялось сильным похолоданием и снижением температуры воды, особенно значительным в пойме реки.

Четко выраженного весеннего хода чехони в этом году в районе с. Днепряны не было вследствие того, что здесь образовалось большое скопление ее еще с осени, во время осеннего нерестового хода. Особенно большое скопление наблюдалось перед плотиной.

Заход чехони в пойменные водоемы начался только в конце апреля. Так, несколько экземпляров ее было поймано ставными сетями 29 апреля в Собецком лимане, однако особей с текучими половыми продуктами среди них не оказалось. Впервые самка с текучей икрой была поймана 11 мая. Икра чехони была обнаружена также 11 мая в начале интенсивного подъема паводка на перекате возле гирла Собецкого лимана (здесь же был нерест ее и в 1955 г.). Температура воды в этом месте была 13,4°, pH — 7,9, содержание кислорода 11,64—13,48 *мг/л* или 109—126,33% насыщения. По мере подъема паводка и увеличения заливаемой площади поймы нерест чехони становился все интенсивнее. 16 мая икра ее была обнаружена на Прогнойской гряде в глубине поймы, между Круглым лиманом и Прогнойским озером. Температура воды здесь колебалась от 15 до 15,5°, скорость течения — от 0,34 до 0,43 *м/сек*, глубина — от 1 до 1,5 *м*, pH — составляла 7,9, содержание кислорода в

воде — от 99—31 до 114,37% насыщения; грунт задернованный, местами распаханный под огороды. В ночь на 17 мая самка чехони с текучей икрой была поймана ставными сетями на перекате между озерами Большие и Малые Дуплечи, а на следующий день здесь была найдена ее икра.

Особенно интенсивный нерест чехони происходил на гряде между Собецким лиманом и протоками Хмельник и Гниловодка. Икра чехони в большом количестве встречалась здесь на площади в 5000—6000 *м*² на различных глубинах и при различном течении. За один замет скребком вылавливалось до 20 икринок чехони. Места нереста представляли собой

Таблица 6

Количество неотнерестившихся самок в уловах плавными сетями на предплотинном участке реки

Дата лова	Место лова	Всего самок в улове	В том числе с невыметанной икрой		Дата лова	Место лова	Всего самок в улове	В том числе с невыметанной икрой	
			абс.	%				абс.	%
3.IV	От Новой Каховки до Основы	9	9	100,0	14.VI	От плотины до Новой Каховки	15	12	80,0
6.VI	Там же	11	7	63,6	16.VI	Ниже плотины	12	11	91,7
8.VI	Под плотиной	5	5	100,0	17.VI	Там же	6	4	66,6
9.VI	Там же	10	10	100,0	19.VI	Там же	17	12	70,6
10.VI	Против Новой Каховки	18	10	55,5	20,VI	Там же	19	10	55,5
							112	81	72,3

залитые участки поймы (гряды), засаженные молодой ивой и хорошо задернованные луговой растительностью.

В период пика паводка интенсивный нерест чехони происходил также на прибрежных перекатах, образовавшихся в результате выхода из берегов реки и ее протоков. Одно из таких нерестилищ было обнаружено на перекате из протока Речище в оз. Большие Дуплечи.

Мы отметили более подробно лишь те места нереста чехони, на которых была обнаружена икра ее; однако, помимо этого, в пойме Казацкого острова было много и таких мест, которых мы не имели возможности исследовать подобным образом, но которые внешне почти ничем не отличались от описанных выше. По-видимому, значительная часть их также была использована чехонью для нереста.

Общим для всех нерестилищ чехони после зарегулирования стока, как и до этого, являлось наличие течения, колебавшегося от 0,30 до 0, 64 *м/сек*, температура воды от 13,4 до 17,2°, pH от 7,75 до 8,5, содержание кислорода от 6,9 до 13,48 *мг/л*, или от 92 до 126,33% насыщения; грунт почти везде задернован.

Спад воды в 1956 г. начался в период наиболее интенсивного нереста чехони, причем особенно резкое падение уровня наблюдалось в течение очень короткого времени. Достаточно сказать, что с 1 по 5 июня уровень воды упал с 235 до 55 *см*, вследствие чего все нерестилища чехони обнажились и высохли до вылупления личинок. Кроме того, значительная часть производителей по этой же причине вообще не смогла отнереститься на предплотинном участке, как об этом можно судить по данным биологических анализов чехони, пойманной на этом участке после ее выхода из поймы в реку (табл. 6). Почти у всех таких самок икра находилась в состоянии перерождения. Кишечники у большинства из них были хорошо наполнены пищей, и на внутренних органах появились большие жировые отложения. Совершенно очевидно, что нерест чехони был нарушен вследствие резкого падения уровня воды.

Несмотря на весьма неблагоприятные условия для нереста чехони в

пойме предплотинного участка после спада воды, нереста ее в самом русле реки на этом участке тоже не было, так как за время лова икры с 1 по 23 мая на створе реки в 7 *км* ниже Каховской плотины здесь не было поймано ни единой икринки или личинки чехони. Последнее свидетельствует также об отсутствии выноса икры и личинок чехони из Каховского водохранилища в нижний бьеф. В то же время на створе реки у г. Херсона икра чехони вылавливалась в значительном количестве (табл. 7).

Лов икры у Херсона начался 28 мая и закончился 21 июня. Наиболее интенсивный дрейф икры наблюдался 1 июня, т. е. во время наиболее резкого падения уровня воды, что способствовало наиболее интенсивному выносу ее из пойны. В это же время были пойманы три личинки чехони, уже не имевшие желточного мешка и, повидимому, скатившиеся из предплотинного участка реки. Позднее, когда скорость течения в реке стала небольшой (0,15—0,57 *м/сек*), личинки могли избегать икорных ловушек и потому в уловах не встречались. Специальных же ловов личинок чехони мы не производили.

Таблица 7

Количество икринок и личинок чехони, пойманных икорной сеткой в 1956 г. в р. Днепре на створе у г. Херсона

Дата лова	Число выловленных		
	икринок	личинок	всего
28.V	3	—	3
1.VI	29	3	32
5.VI	2	—	2
13.VI	5	—	5
17.VI	10	—	10
21.VI	1	—	1
	50	3	53

Специальные ловы икры бимтралом, проводившиеся в лимане В. И. Владимировым, показали, что большое количество икры чехони выносится в Днепровский лиман, причем на значительное расстояние от устья (табл. 8).

Таблица 8

Лов икры чехони бимтралом в приустьевых участках Днепровского лимана

Дата лова	Место лова	Число икринок	Глубина, *м*	Грунт
23.V	Канал; траверз Рыбальчанский маяк—Софиевка	2	8,5	Илистый
27.V	Канал; траверз Рыбальчанский маяк — Станислав	8	5,0	Ил с песком
30.V	В 0,5 *км* вправо от канала	2	4,0	» » »
30.V	3—2,5 *км* от Рыбальчанского маяка	47	4,0	» » »
30.V	В 3 *км* от о. Соколиный и в 3 *км* от дельты	12	4,0	» » »
30.V	В 3 *км* от устья Рвача, в 1 *км* вправо от канала	10	3—3,5	Ил с песком, ракушка
12.VI	Траверз Рыбальчанский маяк—Софиевка, в 2 *км* от маяка	1	3,5—4	Ил с песком
13.VI	Канал на траверзе Рыбальчанский маяк — Софиевка	1	8	Ил
14.VI	Канал в 1,5 *км* от устья	7	8	Илистый песок
14.VI	Канал в 3 *км* от устья	1	6—7	Ил с песком

Так, например, довольно много икры было обнаружено на участке судоходного канала, в 3 *км* от устья гирла Рвач, чего до зарегулирова-

ния стока не наблюдалось. По мере уменьшения течения в лимане икра постепенно осаждается на дно, где и продолжается ее дальнейшее развитие в условиях илистых или заиленных грунтов, на значительных глубинах (3—9 *м*) и почти при полном отсутствии течения.

Как видно из приведенного выше, несмотря на относительно большой паводок и неполностью зарегулированный сток реки, влияние Каховской плотины на условия размножения чехони в 1956 г. было очень велико. Можно думать, что при полном зарегулировании стока и особенно при малом паводке оно будет еще более значительным.

ВЫВОДЫ

1. Основной нерест чехони на нижнем Днепре до зарегулирования стока происходил на участке реки выше Каховской плотины, преимущественно на обширных Конских и Базавлукских плавнях. Нерестовый период свыше 2 мес. Начинался он обычно в середине апреля при температуре воды в реке около 10° и заканчивался в третьей декаде июня при температуре воды около 25°.

2. Нерест чехони происходил на залитых участках поймы или на перекатах прибрежных грив реки при наличии течения, скорости которого колебались от 0,14 до 0,72 *м/сек*. Глубины на местах нереста колебались в пределах от 20 *см* до 1,5 *м*, содержание кислорода — от 6,9 до 13,48 *мг/л*, или от 77,4 до 126,33% насыщения, и pH — от 7,3 до 7,9.

3. Икра чехони после оплодотворения очень сильно разбухает, достигая 5—6 *мм* в диаметре, что придает ей плавучесть, хотя в стоячей воде она опускается на дно. После нереста основная масса икры задерживается среди растительных остатков и свежей растительности, где и происходит ее развитие. Часть икры при этом выносится течением с нерестилищ в прилегающие участки поймы или в русло реки.

4. Также выносятся с нерестилищ только что вылупившиеся личинки, которые в значительном количестве попадают в русло реки, затем — в дельтовые участки ее и в Днепровский лиман. Некоторые личинки по пути задерживаются в пойме или в реке, а впоследствии, уже более подросшими, также скатываются в нижние участки реки и в Днепровский лиман.

5. После зарегулирования стока основной нерест чехони происходил в пойме предплотинного участка на Казацком острове, хотя довольно интенсивный нерест ее был также и на участке поймы в районе г. Херсона и ниже. Вследствие того, что в 1956 г. места нереста чехони были расположены недалеко от устья, много икры ее выносилось в Днепровский лиман, где она осаждалась на дно на глубину до 9 *м* и больше и развивалась в необычных условиях илистого или заиленного грунта и при отсутствии течения.

6. Нерест чехони в 1956 г. в предплотинном участке начался в первой декаде мая при температуре воды на нерестилище 13,4° и проходил в период максимального подъема паводка. В результате последовавшего затем резкого падения уровня воды (вследствие задержки воды в водохранилище) часть производителей не смогла отнереститься в пойме предплотинного участка, а многочисленные нерестилища на Казацком острове по этой же причине высохли, и отложенная на них икра погибла.

7. Для нормального хода естественного нереста чехони (и других рыб) на предплотинном участке необходим максимальный напуск воды через плотину, с тем чтобы обеспечить такой уровень воды в нижнем бьефе, при котором возможно частичное залитие поймы. При этом суточное колебание уровней не должно превышать 10—15 *см*. Помимо этого, для поддержания запасов чехони на нижнем Днепре важнейшим мероприятием должно явиться искусственное разведение ее.

ЛИТЕРАТУРА

Амброз А. М., 1956. Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепровско-Бугского лимана. Изд-во АН УССР, Киев.
Бугай К. С., 1954. Биология чехони нижнего Днепра и значение ее в промысле. III экол. конф., тезисы докл., ч. IV, Киев.
Владимиров В. И., 1953. Условия размножения рыб и прогноз воспроизводства их запасов в связи со строительством Каховского гидроузла, Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 31, Киев.— 1955. Условия размножения рыб в нижнем Днепре и Каховское гидростроительство, Изд-во АН УССР.
Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф., 1926. Рыбы оз. Ильменя и р. Волхова и их рыбохозяйственное значение, Матер. к позн. р. Волхова, т. X, ч. I.
Дрягин П. А., 1940. Половые циклы и нерест рыб, Изв. ВНИОРХ, т. 28.
Егерман Ф. Ф., 1929. Современное рыболовство реки Днепра в районе от порога Вильного до устья р. Ингульца (1925—1927 гг.), Тр. гос. ихтиол. опытн. ст., т. IV, вып. 1, Херсон.
Емельяненко П., 1914. Рыбы Днепровского бассейна, Вестн. рыбопром., № 10—11.
Исаченко В. Л., 1927. Отчет о работе Всеукраинской государственной Черноморско-Азовской научно-промысловой опытной станции за 1926 г., Тр. ВУГЧАНПОС, т. II, вып. 2, Херсон.
Кесслер К., 1856. Естественная история рыб Киевского учебного округа, вып. VI. Киев.
Крыжановский С. Г., 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei), Тр. Ин-та морфол. животных, вып. 1, М.— Л.
Летичевский М. А., 1946. К вопросу о плодовитости рыб юга Аральского моря, Зоол. ж., т. XXV, вып. 4.
Лукин А. В., 1949. Основные черты экологии осетровых в средней Волге, ч. II, тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 5.
Лукин А. В. и Штейнфельд А. Л., 1949. Плодовитость главнейших промысловых рыб средней Волги, Изв. Казанск. филиала АН СССР, № 1.
Максунов В. А., 1956. Некоторые данные по систематике и биологии чехони из Фархадского водохранилища, Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, вып. 16, Сталинабад.
Монастырский Г. Н., 1949. Чехонь, Промысловые рыбы СССР.
Никольский Г. В., 1938. Рыбы Таджикистана, Изд-во АН СССР.— 1940. Рыбы Аральского моря, М.
Рябков П., 1896. Рыболовство в Херсонской губернии и пограничных с нею Таврической и Бессарабской губерниях, Херсон.
Сергеев Р. С., Пермитин И. Е., Ястребков А. А., 1955. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища, Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2.
Смирнов А. Н., 1943. К вопросу о биологии чехони бассейна р. Куры, Изв. Азерб. филиала АН СССР, № 5.
Танасийчук В. С., 1950. Условия нереста рыб в р. Урале, Рыбн. хоз-во, № 11.
Терещенко К., 1912. Нерест рыбы в дельте р. Волги в 1909 г., Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., т. II, вып. 4.
Тихонов В. Н., 1928. Чехонь (Pelecus cultratus L.) бассейна Азовского моря, Тр. Азовско-Черноморск. н.-пром. экспед., вып. 3.
Федий С. П., 1952. Рыбы и рыбный промысел нижнего Днепра, Вестн., Н.-и. ин-та гидробиол., т. IX.
Шуколюков А. М. 1932. Рост молоди рыб из низовьев р. Урала в 1927 г., Изв. ВНИОРХ, т. XIV.
Antipa G., 1909. Fauna ichtiologica a Romaniei, Bucureşti:
Antonescu C. S., 1934. Peşti apelor interioare din Romania, Bucureşti.
Cărăuşu S., 1952. Tratat de ichtiologie.

ON THE REPRODUCTION OF THE DNEPR HERRING-CARP (PELECUS CULTRATUS) IN CONNECTION WITH THE REGULATION OF THE LOWER DNEPR FLOW

K. S. BUGAI

Institute of Hidrobiology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (Kiev)

Summary

The spawning of herring-carp in the lower Dnepr previous to the regulation of its flow took place in the section from Kherson to Zaporozhye. The main spawning grounds of herring-carp were located higher than Kakhovka dam. Spawning usually began in the

nid-April, at the temperature of water about 10° C and was completed in the late June at he temperature of water about 25° C.

Spawning grounds are flooded bottomland areas with the depth from 20 to 150 *cm*, elocity of current from 0.14 to 0.72 *m* per sec, pH 7.3—7.9, oxygen content from 77.4 o 126.33 per cent.

Some portion of eggs is washed off the spawning grounds to the river bed where urther development of the eggs proceeds. The larvae hatched from the eggs are also vashed off the spawning grounds.

After the regulation of the flow the main spawning of the herring-carp took place on he bottomland of the area adjoining the dam and, partially, on that of the remaining part of the river down to Kherson and more downstream. Many eggs were washed off o the Dnepr firth, deposited at the depth to 9 *m* and developed on silt ground also when vater current was practically lacking.

Drastic drop of water level during the spawning of the herring carp brought about nass mortality of its eggs on spawning grounds. Therefore, to provide normal spawning of the herring-carp, as well as that of other fishes, it is necessary to ensure sufficient vater flow through Kakhovka-dam during the spawning period and regulations of the diurnal water flow.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГАЗООБМЕНА У СЕРОЙ НЕЯСЫТИ

А. Н. СЕГАЛЬ

Лаборатория функциональной морфологии Зоологического института Академии наук СССР (Ленинград)

Экология, а тем более физиология ночных птиц относятся к числу наименее изученных областей орнитологии.

Задача настоящей работы состоит в изучении особенностей периодических изменений газообмена у серой неясыти в связи с суточным ритмом активности и покоя.

Об образе жизни серой неясыти (Strix aluco L.) можно судить весьма поверхностно, опираясь на немногие разрозненные наблюдения, а суточный цикл активности и покоя этой птицы почти не исследован (Дементьев и Гладков, 1951). В работе Симпсон и Гелбрет (S. Simpson and J. Galbraith, 1905) показано, что температура тела у сов[1] ночью выше, чем днем, а изменения ее в течение суток совпадают со сменой периодов активности и покоя, подобно тому, как это происходит у дневных птиц. На это также указывают Кенди (S. Ch. Kendeigh, 1934) и Бенедикт (F. G. Benedict, 1938). Лемкуль и Вакар (цит. по Рожанскому, 1955) сообщают, что суточный жизненный ритм у сов[2] однофазен и состоит из периодов ночной активности и дневного покоя, во время которого птицы впадают в особое каталептоидное состояние.

Исследование проведено на четырех взрослых птицах, на которых поставлено в общей сложности 260 опытов по определению газообмена. Две неясыти — *П* и *Л* — были отловлены во время осеннего перелета в черте Ленинграда. Почти одновременно из Ленинградского зоопарка были взяты две другие неясыти — $П_3$ и $Л_3$.

Птицы содержались поодиночно в помещении при естественном солнечном световом режиме в одинаковых клетках емкостью около 150 *л*. Клетки были изолированы так, что птицы не могли видеть друг друга. Питьевая вода находилась в клетках постоянно, корм задавался один раз в сутки — вечером в 19—20 час. (кроме круглосуточных опытов, о чем будет сказано ниже). Птиц кормили сырым мясом, живыми и свежеубитыми мышами, крысами, птицами и лягушками. Утром производилась уборка клеток, удаление несъеденных остатков пищи, погадок, экскрементов и т. п.

Температура воздуха в рабочем помещении поддерживалась на уровне 14±2°. Определение освещенности производилось внутри экспериментальной камеры при помощи гальванометрического люксметра с селеновым фотоэлементом. Газообмен исследовался в остекленных пневматических камерах емкостью 45 *л* (Слоним, 1953), которые позволяли проводить серии последовательных часовых определений газообмена, причем накопление углекислоты в течение часа не превышало 1,5%.

Описание работы и ее результаты

Основным методическим приемом исследования явилось проведение сериальных круглосуточных опытов. Кроме того, отдельные серии определений газообмена были поставлены в утренние и вечерние часы. Эксперименты начинались спустя 12 час. после приема пищи и производились на голодных птицах. Полученные таким путем данные характеризуют уровень стандартного обмена, тем более, что птицы во время определений находились в полном покое.

---

[1] У трех различных видов.
[2] Вид сов не указан.

Работа проводилась одновременно на обеих подопытных неясытях каждой пары в двух параллельных камерах. В течение суток удавалось сделать 19—20 последовательных одночасовых определений газообмена. Результаты выборочно представлены в виде табл. 1, куда включены протокольные данные типичных сериальных опытов.

Анализ полученных результатов позволяет уловить некоторые закономерные и характерные особенности газообмена у подопытных птиц.

На общем фоне относительно ровного уровня газообмена резко выделяются пики усиленного метаболизма. Таких пиков три — предрассветный (условно утренний), полуночный и после захода солнца (условно — вечерний). Эти периоды повышенного газообмена по-разному выражены у подопытных птиц. Сильно и четко проявляются они у неясытей *П* и *Л*, отловленных с воли. Слабо и не все три — у неясытей из зоопарка — $П_3$ и $Л_3$.

Утреннее усиление газообмена. В предрассветные часы наблюдается максимальное за сутки усиление газообмена. Потребление кислорода в это время резко (в полтора — два раза) возрастает, достигая 2—2,5 *см³/г/час*. Происходит это быстро, скачком. Период усиленного метаболизма длится 2—3 часа, а по его окончании потребление кислорода также резко, скачкообразно падает до исходного уровня. В качестве примеров в таблицах приведены опыты № 8—10, 32—36, 55—59 на подопытных птицах *П* и *Л*, № 14—16, 24—27, 49—52 на неясытях $П_3$ и $Л_3$. Утреннее усиление газообмена совпадает во времени с предрассветной фазой изменения освещенности. В октябре этот период приходится на 6—9, а в декабре — на 8—10 час. утра.

У отловленных с воли неясытей предрассветное повышение газообмена сохраняется, несколько ослабевая по величине, в течение всего времени наблюдения в неволе. У неясытей, проживших год в зоопарке, утреннее повышение газообмена выражено более слабо, а через 5—6 недель содержания в экспериментальных клеточных условиях совершенно исчезает (опыты № 49—56 на неясытях $П_3$ и $Л_3$).

Вечернее усиление газообмена. Этот период усиленного метаболизма четко выражен только у сов *П* и *Л* (опыты № 15—17, 26—28 на *П*; № 15—17, 43—45 на *Л*). В некоторых случаях вечернего повышения газообмена не наблюдается (опыты № 43—45 на *П*; 26—28 на *Л*). Характерно, что это обнаружено не в начале нашей работы, а в конце, т. е. после 1,5—2-месячного пребывания птиц в неволе. У неясытей $П_3$ и $Л_3$ усиления газообмена вечером вообще не происходит (опыты № 4—5, 21—23, 31—34, 43—45).

Таким образом, если утреннее усиление газообмена наблюдается у всех подопытных птиц, то вечернее — только у сов, отловленных с воли.

Полуночное усиление газообмена происходит только у сов, отловленных с воли, — *П* и *Л*. Период повышенного метаболизма приходится на 1—2 часа ночи и продолжается 1—2 часа. Полуночное усиление газообмена несколько слабее, чем утреннее (опыты № 5—7, 29—31 на *П*; № 5—6, 29—31, 50—53 на *Л*). Только в одном случае (опыты № 50—58 на *П*) усиления газообмена после полуночи не произошло.

Это было в конце декабря, т. е. после 2-месячного содержания в искусственных клеточных условиях.

У сов из зоопарка ($П_3$ и $Л_3$) ни разу не удалось заметить усиления газообмена после полуночи. Этот период повышенного метаболизма, так же как и вечерний, у них отсутствует.

Газообмен в остальное время суток. Вне периодов утреннего, вечернего и полуночного усиления газообмен как днем, так и ночью протекает на одном и том же сравнительно одинаковом (в каждые сутки) уровне. Интенсивность газообмена в это время представлена в табл. 2.

Таблица 1

Изменения газообмена у неясытей

№ опыта	Время опыта		Условия освещения*	Потребление O_2 в *см³ г/час*	
	дата	часы, минуты		*П*	*Л*
			Неясыти, отловленные с воли		
5	29.X	0.58—1.58	Темнота	1,23	1,88
6	29.X	2.04—3.04	»	1,31	1,42
7	29,X	3.08 - 4.08	»	1,14	1,62
8	29.X	5.47—6.47	»	1,38	1,37
9	29.X	6.52—7.52	Рассвет (0—20)	1,95	1,88
10	29.X	7.53—8.53	» (20—80)	1,02	1,42
14	29.X	15.10—16.10	Свет (200—100)	1,03	1,35
15	29.X	16.15—17.15	Сумерки (100—30)	1,35	1,24
16	29.X	17.17—18.17	» (30—0)	1,73	1,94
17	29.X	18.20—19 20	Темнота	1,73	2,67
26	13.XII	15.47—16.47	Сумерки (60—20)	1,72	1,45
27	13.XII	16.51—17.51	» (20—0)	1,76	1,48
28	13·XII	17.56—18.56	Темнота	1,59	1,56
29	14.XII	23.45—0.45	»	1,64	1,68
30	14.XII	0.50 1.50	»	2,12	1,88
31	14.XII	2.00—3.00	»	1,90	1,71
32	14.XII	6.35— 7.35	»	1,75	1,58
33	14.XII	7.41— 8.41	Рассвет (0 —20)	2,00	2,16
34	14.XII	8.46— 9.46	» (20 —80)	2,52	2,52
35	14.XII	9.51—10.51	Свет (80 —160)	2,08	2,15
36	14.XII	10.55—11.55	» (160—220)	1,82	1,52
43	19.XII	16.00—17.00	Сумерки (30—0)	1,21	1,12
44	19.XII	17.05—18.05	Темнота	1,10	1,76
45	19.XII	18.11—19.11	»	1,11	1,21
46	19.XII	19.18—20.18	»	1,11	1,46
47	19.XII	20.25—21.25	»	1,11	1,26
48	19.XII	21.30—22.30	»	1,09	1,33
49	19.XII	22.44—23.44	»	1,05	1,23
50	20.XII	0.33— 1.33	»	1,11	1,06
51	20.XII	1.57— 2.57	»	1,12	1,58
52	20.XII	3.10— 4.10	»	1,10	1,38
53	20.XII	4.25— 5.25	»	1,14	1,30
54	20.XII	5.38— 6.38	»	1,12	1,10
55	20.XII	6.49— 7.49	Рассвет(0 —20)	1,33	1,20
56	20.XII	8.01— 9.01	» (20—60)	1,39	1,60
57	20.XII	9.07—10.07	» (60—110)	1,67	1,90
58	20.XII	10.11—11.11	Свет (110—200)	1,22	1,29
59	20.XII	11.15—12.15	» (200—250)	1,10	1,03
60	20.XII	12.28 - 13.28	» (250—350)	1,10	1,04
61	20.XII	13.56—14.56	» (350—150)	1,17	1,05
62	20.XII	15.02—16.02	» (150—50)	1,08	1,10
63	20.XII	16.06—17.06	Сумерки (50—0)	0,98	1,14
			Неясыти из зоопарка		
4	24.X	15.35—16.35	Свет (250—100)	1,31	1,24
5	24.X	16.38—17.38	Сумерки (100—20)	1,31	1,27
14	25.X	6,13—7.13	Темнота	1,48	1,47
15	25.X	7.17—8.17	Рассвет (0—30)	2,31	1,92
16	25.X	8.23—9.23	» (30—130)	1,69	1,74
17	25.X	9.30—10.30	Свет (130—300)	1,39	1,43

(продолжение табл. 1)

№ опыта	Время опыта		Условия освещения*	Потребление O_2 в *см³ г/час*	
	дата	часы, минуты		*П*	*Л*
21	25.X	17.29—18.29	Сумерки (80—0)	1,55	1,32
22	25.X	18.42—19.42	Темнота	1,23	1,36
23	25.X	19.46—20.46	»	1,21	1,32
24	26.X	5.49— 6.49	»	1,45	1,16
25	26.X	6.55— 7.55	Рассвет (0—40)	2,26	1,42
26	26.X	8.00— 9.00	» (40—120)	2,12	1,54
27	26.X	9.07—10.07	Свет (120 - 210)	1,38	1,42
31	2.XII	16.21—17.21	Сумерки (70—20)	1,18	0,96
32	2.XII	17.26—18.26	» (20—0)	1,08	0,93
33	2.XII	18.35—19.35	Темнота	1,20	0,92
34	2.XII	19.42—20.42	»	1,09	0,95
38	3.XII	5.37— 6.37	»	1,28	1,34
39	3.XII	6.44— 7.44	»	1,22	1,29
40	3.XII	7.53— 8.53	Рассвет (0—10)	1,28	1,47
41	3.XII	8.53— 9.53	Рассвет (10—50)	1,30	1,42
42	3.XII	9.59—10.59	Свет (50—140)	1,20	1,29
43	3.XII	16.05—17.05	Сумерки (50—0)	1,46	0,95
44	3.XII	17.19—18.19	Темнота	1,30	0,93
45	3.XII	18.20—19.20	»	1,15	0,91
49	4.XII	7.10— 8.10	»	1,38	1,28
50	4.XII	8.13— 9.13	Рассвет (0—40)	1,51	1,14
51	4.XII	9.20—10.20	» (40—100)	1,34	1,42
52	4.XII	10.25—11.25	Свет (100—230)	1,31	1,26
53	5.XII	6.56— 7.56	Темнота	1,43	1,58
54	5.XII	8.04— 9.04	Рассвет (0—30)	1,40	1,67
55	5.XII	9.11—10.11	» (30—80)	1,24	1,61
56	5.XII	10.15—11.15	Свет (80—250)	1,16	1,61

* Цифры в скобках показывают изменения средней освещенности в люксах в течение опыта.

Уровень газообмена у серой неясыти вне периодов усиленного метаболизма относительно низок. Характерно, что у самца (*Л*) он значительно выше, чем у самок (*П*, $П_3$, $Л_3$). Потребление кислорода серой неясытью всего на 15—20% выше, чем у домашних кур с весом тела в 1,5—2 *кг* (вес неясыти — 500—600 *г*). Из хищных птиц газообмен (стандартный обмен) у ястреба-перепелятника при весе тела в 190 *г* составляет 3—4 *см*³ O_2/*г*/*час*., т. е. в три раза интенсивнее, чем у серой неясыти.

На основании всего изложенного можно сделать следующие обобщения:

1. У сов, отловленных на воле, после 1,5—2 месяцев содержания в искусственных клеточных условиях наблюдаются отдельные случаи нарушения трехфазного ритма ночного метаболизма.

2. Совы, которые в течение года содержались в зоопарке и получали корм ежедневно в 7—8 час. утра, повышают газообмен только утром (фаза рассвета) и никогда не повышают газообмен ни вечером, ни после полуночи. С заменой утреннего кормления вечерним закономерное усиление газообмена по утрам нарушается и через 5—6 недель больше не наблюдается.

Можно думать, что в естественных условиях существования осенью у неясыти имеется три ночных периода активности (и связанного с ними

усиленного метаболизма). При содержании в неволе нормальный суточный ритм жизни нарушается, жизненный стереотип поведения перестает регулярно подкрепляться соответствующими закономерно действующими факторами внешней среды, в первую очередь пищей и связанными с ней охотничьими реакциями, двигательной активностью и т. п. [3]. Угасают и исчезают те черты этого стереотипа, которые были вызваны и обусловлены спецификой образа жизни подопытных птиц, периодикой охоты, активности и покоя. Не подкрепляемое всем комплексом раздражителей, свойственных периодам активности, нарушается правильное ритмичное усиление метаболизма на вечерней заре и после полуночи, ослабевает повышение газообмена утром. Это наблюдается у сов, отловленных с воли и проживших два месяца в экспериментальных клеточных условиях.

Таблица 2

Газообмен у серой неясыти вне периодов усиленного метаболизма

Наименование птицы	Колич. опытов	Газообмен в $см^3/O_2$ г/час	
		средн.	колебания в отдельных опытах
П	60	1,24	0,95—1,70
Л	60	1,58	1,03—1,89
$П_3$	41	1,24	1,00—1,37
$Л_3$	41	1,19	0,90—1,41

Неясыти из зоопарка в течение года получали корм (только сырое мясо) один раз в сутки — в 7—8 час. утра. При таком пищевом режиме более или менее подкреплялась только утренняя естественная фаза активности и усиленного метаболизма. Вечерняя же и полуночная фазы, не получавшие никакого подкрепления, совершенно угасли и исчезли. Однако, когда вместо утреннего кормления совы стали получать корм вечером, то утренняя фаза активности и усиленного метаболизма стала менее отчетливой, а через 5—6 недель такого режима совершенно исчезла.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г. П. и Гладков Н. А., 1951. Птицы СССР, т. 1.

Рожанский Н. А., 1955. Материалы к физиологии сна.

Савватеев В. Б., 1955. Формирование суточного ритма двигательной активности у кур в онтогенезе. Тр. Ин-та физиол. им. Павлова, т. 4.

Сегаль А. Н., 1953. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц, автореф. дисс.

Слоним А. Д., 1953. Полевой камерный метод изучения газообмена и его применение для исследования основного обмена и химической терморегуляции, Сб. «Опыт изучения регуляций физиологических функций», т. 2.

Benedict F. G., 1938. Vital energetics, Carnegie Inst. Wash. Publ., No. 503.

Kendeigh. S. Ch., 1934. Ecology of birds. Ecol. monogr., 4.

Simpson S. and Galbraith J., 1905. An investigation into the diurnal variation of the body temperature of nocturnal and other birds and a few mammals, J. of Physiology, vol. 33.

DAILY ALTERATIONS IN GAS EXCHANGE OF TAWNY OWL

A. N. SEGAL

Laboratory of Functional Morphology, Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

Peculiarities of daily periodic alterations of gas exchange in tawny owl in autumn (1952) were studied. Oxygen consumption being at relatively the same level during

[3] Работы В. Б. Савватеева (1955) и А. Н. Сегаль (1953) показывают, что суточный ритм двигательной активности и газообмена у птиц не врожденный, а формируется в онтогенезе в связи с условиями существования (в первую очередь светового режима) на основе натуральных рефлексов. Таким же путем у взрослых птиц (как в случае опытов с неясытями $П_3$ и $Л_3$) изменяется и перестраивается суточный стереотип поведения и обмена веществ.

24 hours (1.2—1.5 ml per g per hour), three pikes of intensified metabolism are found: in the morning (before dawn), at midnight and in the evening (after sunset). Gas exchange increases during these periods in 1.5—2 times, up to 2—2.5 ml of oxygen per g per hour. In newly caught owls all three above periods of the increased metabolism are observed.

After being kept in cage for 1.5 months, morning increase of gas exchange becomes more feeble, whereas evening and midnight ones become irregular. In birds which spent a year in zoo and were fed daily at 7—8 a. m., only morning increase of gas exchange is observed; it disappears in 5 weeks of the experiment when owls are fed in the evening.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

ЭКОЛОГИЯ ЖУЛАНА (LANIUS CRISTATUS COLLURIO L.) В БЕЛОВЕЖСКОЙ ПУЩЕ

В. Ф. ГАВРИН и *В. А. ДАЦКЕВИЧ*

Государственный заповедник «Беловежская пуща»

В Европейской части Советского Союза жулан — не только обычная, но во многих районах даже многочисленная птица. Между тем в литературе некоторые вопросы экологии этого вида освещены недостаточно. В частности, слабо изучено питание жулана, что затрудняет оценку его роли в сельском и лесном хозяйстве.

Материалы по экологии жулана собраны летом 1954 г. в заповеднике «Беловежская пуща»; частично использованы также наблюдения авторов над жуланами в 1947—1953 гг.

Методика полевой работы заключалась в учете, описании и картировании гнезд, систематической их проверке, описании роста и развития птенцов, а также в проведении суточных наблюдений за характером поведения взрослых птиц. Питание жуланов изучалось по методике, разработанной Н. Н. Титаевой и В. М. Поливановым (1953) в Дарвинском заповеднике. Для эксперимента использовались птенцы в возрасте 4—7 дней, так как более взрослые ведут себя беспокойно и часто выпрыгивают из гнезда.

Определение насекомых проведено Д. В. Панфиловым и О. М. Бочаровой.

1. Распределение и численность жулана на гнездовье

В Беловежской пуще и ее окрестностях жулан обитает главным образом в долинах рек и ручьев и значительно реже встречается на водоразделах. В долинах, которые представлены здесь преимущественно заболоченными поймами, птицы особенно охотно гнездятся в зарослях ольшанников и ивняков, растущих вдоль берегов рек, стариц и ключей. Опушки припойменных лесов заселяются жуланами менее охотно и лишь там, где имеются вырубки, граничащие с лугами. Характерно, что и на водоразделах жуланы выбирают для гнездования опушки островных лиственных и как исключение сосновых лесов, прилегающих к лугам и осоковым болотам. Помимо этих основных естественных биотипов, жулан охотно гнездится в искусственных посадках вдоль дорог, в садах, парках, часто в непосредственной близости от человеческого жилья.

В глубину лесных массивов пущи жулан проникает только по долинам рек. Несмотря на то, что леса пущи изобилуют вырубками, последние практически не заселены жуланом, за исключением периферийных кварталов, граничащих с лугами и пашнями. Численность жулана на территории пущи в несколько раз ниже, чем в окрестностях, которые представляют собой типичный культурный ландшафт.

О численности жулана за пределами пущи дают представление относительные и абсолютные учеты птиц в долине р. Лесной близ управления заповедника. На участке береговой линии протяженностью в 3 *км* (дер. Плянта — дер. Бородичи) летом 1954 г. было учтено 13 пар жула-

нов, т. е. в среднем на одну пару приходилось по 230 *м* прибрежных зарослей ольшанника с ивняком. Жуланы размещались на гнездовье неравномерно, соответственно неравномерному распределению растительности. Там, где заросли ив и ольшанника тянулись сплошной полосой, численность птиц увеличивалась (одна пара на 100 *м*). Вдоль южной границы пущи, по ее лесным опушкам, выходившим в долину р. Лесной, жуланы гнездились значительно реже, в среднем на расстоянии 500 *м* друг от друга.

На пробной площади в 160 *га* в мае-июне 1954 г. была учтена 31 пара гнездящихся жуланов, в том числе найдено 23 гнезда и зарегистрировано восемь районов гнездовий птиц. Следовательно, одна пара жуланов занимала в долине р. Лесной в среднем 5 *га*. Вместо с тем нами была отмечена крайняя неравномерность заселения жуланами отдельных участков пробной площади. Например, в ольховом парке управления заповедника на площади 0,5 *га* было найдено шесть гнезд жуланов, т. е. на одну семью птиц приходится участок в 0,08 *га*.

2. Размножение

В Беловежскую пущу жулан прилетает на гнездовья между 4 и 17 мая, в среднем (за 7 лет наблюдений) — 9 мая. Первыми на своих гнездовых участках появляются самцы, самки прилетают на 4—5 дней позже. Прилет шести пар жуланов, гнездившихся в парке заповедника в 1954 г., продолжался 20 дней. Сроки весеннего прилета жулана в Западную Белоруссию почти не отличаются от сроков прилета его в центральную и восточную Белоруссию (Шнитников, 1933; Федюшин, 1926).

Самцы прилетают на гнездовья с увеличенными семенниками. У самца, добытого на 2-й день после прилета (15 мая 1952 г.), величина левого семенника составляла 8,5×5,5 *мм*, правого — 6,5×5,5 *мм*. Самка на 2-й день после прилета (13 мая 1951 г.) имела в яичнике четыре увеличенных фолликула диаметром до 3 *мм*.

Через 1—2 дня самка с помощью самца приступает к постройке гнезда. Прошлогодние гнезда жуланы не используют, так как все они разрушаются ветрами в осенне-зимний сезон. Однако гнездовые участки птиц достаточно постоянны; парочка жуланов, гнездящаяся в парке заповедника 3 года подряд, устраивала каждый год новое гнездо в 5—15 *м* от предыдущего.

Найденные нами в разные годы 33 гнезда показывают, что жуланы одинаково охотно строят свои гнезда как на деревьях (16 гнезд), так и на кустарниках (17 гнезд). Из деревьев жуланы отдают предпочтение черной ольхе (пять гнезд), реже гнездятся на березе (два гнезда), сосне (два гнезда), боярышнике (два гнезда), шелковице (два гнезда) и единично на таких породах, как ель, граб, осина. Во всех случаях жуланы предпочитают молодые деревья. Среди кустарников жуланы выбирают чаще всего ивняки (10 гнезд), реже можжевельник (три гнезда) и единично калину, крушину и черную смородину. Гнезда слабо прикрепляются в развилках сучьев на высоте от 0,4 до 2,5 *м* (1,25 *м*)[1].

Все гнезда представляют собой довольно рыхлые постройки, свитые из самых разнообразных растений, соответственно характеру гнездового биотипа. Жуланы, гнездящиеся по берегам рек, вьют основание гнезда из сухих стеблей осок, иногда переплетая их тонкими прутиками (3 *мм*) ив и ольхи. Между основаниями и дном лотка птицы вплетают зеленые мхи. Лоток выстилается тонкими сухими стебельками злаков и пуховками ив. Поселяясь на водоразделах, по опушкам сосновых лесов, среди полей и залежей, жуланы строят гнезда из сухих стебельков кошачьей

[1] Цифры в скобках здесь, как и в дальнейшем тексте, указывают среднюю величину.

лапки, белоуса, выстилая лоток тонкими стебельками злаков, вперемежку с перьями птиц (грача), шерстью овец, лишайниками и сосновыми иглами. В отдельных гнездах птицы выстилают лоток растениями с примесью конского волоса (рис. 1).

По форме гнёзда жуланов напоминают конус, опрокинутый вершиной вниз. Размеры 22 описанных гнезд варьировали в следующих пределах: общая высота гнезда 9—18 *см* (11 *см*); верхний диаметр 11—18 *см* (14,8 *см*); диаметр лотка 8—10 *см* (8,6 *см*); глубина лотка 3,5—6 *см* (5 *см*); толщина стенок гнезда 2—3 *см* (2,8 *см*).

Рис. 1. Гнездо жулана

Рис. 2. Гнездо жулана с яйцами

Степень укрытости гнезд неодинакова у отдельных пар. Из 22 описанных гнезд только 10, свитых в кустах можжевельника и ив, переплетенных хмелем, были хорошо укрыты. Остальные 12 гнезд были укрыты плохо, особенно на ольхах и крупных ивовых кустах.

Спаривание и начало кладки яиц у жулана наблюдается через 7—9 дней после прилета самца из данной пары. Самка откладывает яйца в среднем через каждые 24 часа. В 1954 г. первая полная кладка из шести свежих яиц была найдена 16 мая. Сроки кладки яиц у отдельных пар жуланов весьма растянуты, что объясняется, во-первых, неодновременным прилетом разных пар на гнездовье, во-вторых, значительной гибелью кладок, вследствие чего самки снова откладывают яйца в новых гнездах (т. е. дважды, а возможно и более). Такие свежие кладки, произведенные взамен первых утраченных, мы находили вплоть до первой декады июля (9 июля 1949 г.; 3 июля 1945 г.). В свое время В. Н. Шнитников (1913) предполагал, что на юге Белоруссии жуланы выводят птенцов два раза в лето. Проведенные нами тщательные наблюдения показали, что жуланы имеют в пуще только один полный цикл размножения, что объясняется, как мы увидим ниже, длительным сроком послегнездового воспитания родителями своих птенцов.

Число яиц в 28 осмотренных гнездах с полными кладками колебалось от четырех до семи (рис. 2). Частота встречаемости разных по величине кладок была следующей: с четырьмя яйцами — пять гнезд, с пятью яйцами — три, с шестью яйцами — 18, с семью яйцами — два гнезда. Кладки по четыре и пять яиц следует рассматривать как повторные вза-

мен первых погибших; мы находили их исключительно в конце июня и в начале июля. В повторных кладках уменьшаются не только число яиц, но и их размеры.

Э. В. Шарлемань (1915) считал, что самка жулана насиживает свои яйца 13 дней, В. Н. Шнитников (1913) полагает, что 14 дней. Г. П. Дементьев (1954) указывает, что при неблагоприятной погоде жулан насиживает яйца 15—16 дней. По нашим наблюдениям в 1954 г., самка насиживала яйца всего 12 дней (в контрольном гнезде № 5 первое яйцо

Таблица 1

Рост и развитие птенцов жулана
(Вес в граммах, размеры в миллиметрах)

Возраст (дней)	Птенец № 3					Птенец № 4					Птенец № 6				
	вес	крыло	хвост	цевка	клюв	вес	крыло	хвост	цевка	клюв	вес	крыло	хвост	цевка	клюв
1	5,7	10	—	11,0	6,0	4,9	10	—	9,0	5,0	3,7	8	—	9,0	5
2	8,5	11	—	13,5	6,0	7,6	11	—	13,0	6,5	5,6	10	—	10,0	6
3	11,4	15	—	16,0	7,0	11,2	14	—	15,0	6,5	8,0	13	—	13,0	6
4	16,1	18	—	19,0	8,0	14,3	17	—	18,0	7,5	12,3	15	—	16,0	7
5	19,1	24	—	20,0	9,0	17,2	22	—	20,0	9,0	14,7	18	—	16,0	8
6	21,8	29	—	21,0	9,5	20,0	27	—	22,0	9,0	18,1	24	—	19,0	9
7	23,4	34	2	24,0	11,0	22,7	44	2	24,0	11,0	21,3	29	1,5	21,5	10
8	25,9	41	7	25,0	11,5	23,7	39	6	25,5	11,0	22,7	35	5,0	24,0	10
9	24,6	45	13	26,0	11,5	24,7	44	12	26,0	12,0	23,8	40	9,0	24,0	11
10	26,6	48	15	27,0	11,5	—	—	—	—	—	26,1	43	13,0	25,0	12
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26,0	47	14,0	25,5	12
22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,5	79	45,0	27,0	15
25	—	—	—	—	—	31,6	90	61	27,0	15,0	—	—	—	—	—
30	31,8	94	70	27,0	15,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

самка отложила 4 июня, а последнее, шестое, — 10 июня; птенцы вылупились 22 июня, т. е. на 12-й день).

Число неоплодотворенных яиц в кладках жулана невелико и не превышало в 1954 г. 9% (процент вычислен при систематической проверке 13 гнезд). При этом было установлено, что в семи гнездах имелось по одному неоплодотворенному яйцу и только в одном гнезде — два.

Птенцы жулана из одной кладки вылупляются в продолжение 6—7 час., слепые и совершенно голые, весом от 2,5 до 2,8 *г*. Рост и развитие их иллюстрируется данными табл. 1, в которой для удобства показаны измерения только трех птенцов с максимальным, средним и минимальным весами в 1-й день их жизни. В первую пятидневку происходит интенсивное увеличение веса тела птенцов, почти в три раза, по сравнению с первоначальным.

Приводим внешнее описание птенцов по дням. 1-й день: птенцы совершенно голые и слепые; цвет тела розовато-желтый. 2-й: птенцы голые и слепые. 3-й: птенцы слепые; на спине, крыльях и голове узкими полосками появляются темные пятна — зачатки птерилий. 4-й: птенцы слепые; полосы птерилий на теле расширились; голова вся темная; на крыльях появились зачатки маховых перьев (до 2 *мм* длиной). 5-й: птенцы прозрели; тело без зачатков перьев; пеньки первостепенных маховых хорошо заметны и достигают 4 *мм* длины. 6-й: на всем теле птенцов по птерилиям появляются пеньки будущих контурных перьев. 7-й: зачатками перьев покрыто все тело птенцов, за исключением боков тела и шеи, брюшка и подкрыльев; наиболее хорошо зачатки перьев видны на спине, двумя полосами от затылка до надхвостья; появились зачатки рулевых. 8-й: опахала маховых и рулевых начинают развертываться. 9-й: развертываются опахала контурных перьев на спинных птерилиях птенцов. 10-й: все тело птенцов покрывается ювенальным пером. 11-й: на груди и боках появляет-

ся пестрый рисунок, свойственный взрослой самке; уздечка бледная, светло-шоколадного цвета; верх головы, шеи и спины серо-рыжеватые; брюшко желтовато-белое. 22-й: на крайних рулевых вокруг пера появляются белые каемки шириной 1—2 *мм*. Стержень пера остается рыжевато-серым. Цевка светло-серая. Подушки пальцев желто-зеленоватые. Подклювье грязно-серое, а вершина надклювья темно-розовая; формула крыла: $1<2<3<4 = 5>6>7>8$ и т. д. 25-й: голова, спина и грудь пестрые; молодые самцы отличаются от самок более интенсивной рыжей окраской спины и подхвостья; формула крыла: $1<2<3<4>5>6>7$ и т. д. 30-й: у самцов в верхней части шеи (ближе к спине) появляется пепельно-голубое перо. Цевка темно-серая, желтый цвет на подушках пальцев исчезает; формула крыла: $1<2<3=4>5>6$ и т. д. Бурный рост всего оперения птенцов наблюдается на 9—10-й день их жизни. Вследствие интенсивного роста перьев вес тела птенцов во 2-ю пятидневку увеличивается всего в 1,5 раза, а в 3-ю пятидневку — еще менее.

Обычно молодые жуланы покидают свое гнездо на 13—14-й день. Перед вылетом первоначальная разница в весе и размерах тела у отдельных птенцов исчезает. Только что вылетевшие птенцы жулана с недоразвитыми маховыми и рулевыми перьями весят 26—27 *г*, что составляет 85—90% веса взрослых птиц. Маховые перья достигают у птенцов 50% длины, свойственной взрослым особям, а рулевые — только 30%.

Рост и развитие птенцов в послегнездовой период продолжается длительное время. Взрослые птицы усердно кормят и охраняют вылетевших птенцов еще в продолжение 18 дней, после чего все семейство откочевывает из пределов своего гнездового участка, держа путь в сторону зимовки. В 1954 г. рано гнездившиеся пары жуланов вместе с птенцами начали покидать гнездовые участки с 4 июля, хотя у птенцов еще не полностью отросли маховые и рулевые перья. В середине и конце июля мы наблюдали уже массовый пролет на юг выводков жулана, державшихся вне гнездовья местных птиц. Факт совместной откочевки из гнездового участка молодых и взрослых птиц опровергает возможность вторичного полного цикла размножения у жулана в одно лето. Таким образом, гнездовой период жулана в Беловежской пуще нормально продолжается, если первая кладка птиц не погибает, 59—60 дней. Поздно гнездящиеся пары жуланов откочевывают на юг в середине и конце августа. Сроки эти совпадают с массовым пролетом жуланов, гнездящихся в более северных районах, который обычно заканчивается в районе пущи в середине сентября (17 сентября 1954 г.). С конца августа на пролете регистрировались только молодые жуланы. Очевидно, взрослые жуланы через определенное время покидают кочующий к югу выводок, предоставляя молодняку в дальнейшем лететь самостоятельно.

Характер суточной активности взрослых птиц и их взаимоотношения с птенцами в период выкармливания иллюстрированы данными табл. 2. В первые дни жизни птенцов корм добывает самец, тогда как самка почти неотлучно находится в гнезде, обогревая птенцов. В течение 18 час. взрослые птицы кормили пятерых птенцов однодневного возраста 199 раз, причем самец большинство пойманных насекомых (70%) передовал самке (на гнезде или возле гнезда), которая и оделяла ими птенцов. Основную массу насекомых (70%) жуланы добывали с 7 час. 30 мин. утра до 5 час. 30 мин. вечера. Рано утром жуланы редко охотятся за насекомыми, что несомненно объясняется слабой активностью последних. Во вторую половину дня самец и самка кормят птенцов в полтора раза чаще, чем до полудня. В отличие от самца, самка охотится в непосредственной близости от гнезда, уделяя большую часть времени охране и обогреванию птенцов. В течение 18 час. самка обогревала птенцов 60 раз, в общей сложности 8 час. 32 мин. После захода солнца самка садится на гнездо и обогревает птенцов до утра; самец ночует возле гнезда на том же дереве.

Таблица 2

Суточная активность жуланов в период выкармливания птенцов
(по среднему солнечному времени)

Возраст птенцов, дата наблюдения, погодные условия	Поведение взрослых птиц	Число прилетов птиц на гнездо в различные часы суток									Всего прилетов
		3.30—5.30	5.30—7.30	7.30—9.30	9.30—11.30	11.30—13.30	13.30—15.30	15.30—17.30	17.30—19.30	19.30—21.30	
Гнездо № 5, возраст 1 день, 5 птенцов; 23.VI 1954 г. Погода: средняя т-ра+20,9°, переменная облачность, ветер слабый, северо-западный	Прилет самца с кормом	5	17	17	16	15	13	10	11	5	109 } 199
	» самки » »	—	3	4	17	19	10	14	16	7	90
	» самца без корма	2	—	—	—	—	—	—	2	—	4
	» самки » »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Обогревание самкой птенцов:										
	а) число раз	3	3	1	9	11	10	9	9	5	60
	б) общая продолжительность обогревания (часов и минут)	1.52	1.04	0.09	0.57	0.59	0.53	1.03	0.58	0.37	8.32
Гнездо № 5, возраст 11 дней, 5 птенцов; 3.VII 1954 г. Погода: средняя т-ра+18,3°, переменная облачность, сильный юго-западный ветер	Прилет самца с кормом	3	3	27	19	14	9	14	10	15	114 } 265
	» самки » »	8	4	29	13	13	10	21	33	20	151
	» самца без корма	—	—	5	3	3	1	3	1	1	17 } 41
	» самки » »	—	—	9	3	3	—	2	7	—	24
	Обогревание самкой птенцов:										
	а) число раз	—	—	—	—	1	1	—	1	2	5
	б) общая продолжительность обогревания (часов и минут)	—	—	—	—	0.16	0.10	—	0.14	0.09	0.49
	Посещения для очистки гнезда от экскрементов птенцов:										
	а) самки	—	—	3	4	4	2	2	3	2	20 } 38
	б) самца	—	—	3	2	1	5	3	1	3	18

Отношение самца и самки к птенцам в возрасте 11 дней несколько изменилось (см. нижнюю половину табл. 2). Прежде всего следует отметить возросшую потребность птенцов в пище, что соответственно увеличило частоту прилета взрослых птиц с кормом — до 265 раз в день. В конце гнездового периода птенцов более активно охотится не самец, а самка (151 прилет в день). В этот период самец не передает пойманных насекомых самке, а кормит птенцов сам. В возрасте 11 дней птенцы почти не нуждаются в дневном обогревании самкой, хотя на ночь самка регулярно садится на гнездо. Самец в этот период уже ночует в 5—10 *м* от гнезда.

Самец ревностно охраняет свой гнездовой участок от вторжения других самцов, вступая в драку и быстро отгоняя пришельца. Один самец на нашем опытном участке постоянно отгонял ястребиную славку и обыкновенную овсянку, гнездящихся поблизости и часто залетавших на гнездовой участок соседа.

Жулан имеет много врагов, которые не только ограничивают интенсивность его размножения, но и препятствуют его расселению в лесных массивах пущи. Прежде всего надо отметить значительную гибель кладок птиц. Например, в 1954 г. в 22 гнездах, находившихся под наблюдением, пропало 10 кладок, или 45% от их общего числа. В четырех гнездах (20%) кладки исчезли полностью от нападения каких-то животных, причем мы не нашли даже остатков скорлупы. В двух гнездах яйца пропали частично (два и три яйца).

Птенцов-слетков добывает обыкновенный сарыч (0,1% встреч от 744 исследованных данных по его питанию). Однако как взрослых, так и молодых птиц чаще всего ловит ястреб-перепелятник (5,7% встреч). В добыче ястреба-тетеревятника жуланы встречались реже (1,5% встреч от 589 данных). Перечисленные три вида пернатых хищников весьма многочисленны в Беловежской пуще и несомненно играют роль биологической преграды для проникновения жулана на вырубки в центре лесных массивов. Яркая окраска жулана, привычка держаться открыто на вершинах деревьев и кустов делают их легкой добычей ястребов.

Не все самцы жулана в годовалом возрасте принимают участие в размножении. В течение 3 лет мы добывали в июле самцов с недоразвитыми семенниками, длиной 2—3 и шириной 1,5—2 *мм*, тогда как у семейных самцов они достигают в это время 8×5 *мм*. Самцы с недоразвитыми семенниками имели меньшие размеры и вес тела и отличались бледным тоном окраски перьев. Держатся такие особи в одиночку и не подают голоса. Мы склонны думать, что они не участвовали в размножении и, очевидно, были годовалыми птицами из самых поздних выводков предыдущего лета.

3. Питание жулана

Видовой состав животных, добываемых жуланом, определен на основании анализа пищи, взятой из полости рта птенцов в трех гнездах (178 экз.) и из 13 желудков птиц (58 экз.). Всего собрано 238 экз. животных, пойманных жуланами в мае — июле.

Основным кормом жулана служат насекомые (96,7% встреч), среди которых птицы успешно ловят 62 вида. Особенно охотно жуланы уничтожают различных жесткокрылых (47%) — садовых хрущей, жужелиц, долгоносиков и др., а также чешуекрылых (16,5%) и прыгающих прямокрылых (11,6%). Что касается перепончатокрылых, двукрылых, стрекоз и клопов, то их следует рассматривать как дополнительный корм птиц. Пауки и позвоночные (живородящая ящерица) добывались жуланами единично.

Список кормов жулана свидетельствует об его замечательной приспособленности к добыче самых разнообразных экологических групп насе-

комых. Жулан искусно ловит не только активно летающих у земли или на высоте 25—40 *м* насекомых, но и притаившихся на листьях гусениц, жуков и т. д. У земли жуланы ловят главным образом медведок и кобылок, подстерегая их нередко уже на высоте 10—15 *м*.

Размер охотничьего участка одной пары жуланов невелик и определяется кормностью гнездового биотопа. Птицы, поселяющиеся в долинах рек, по опушкам садов и парков, охотятся за насекомыми на площади в 800—1000 $м^2$, часто в пределах своего гнездового участка. Жуланы, гнездящиеся на водоразделах, по окраинам соснового мелколесья, имеют охотничьи участки в 0,5—1 *га*: здесь птицы добывают насекомых иногда на расстоянии 150 *м* от гнезда. Во всех случаях охотничьи участки соседних пар достаточно разобщены друг от друга.

Питание различных пар жуланов заметно отличалось по видовому составу добываемых насекомых. Жуланы, гнездившиеся в ольховом парке на берегу р. Лесной, приносили своим птенцам главным образом садовых хрущей, долгоносиков, гусениц и стрекоз. В то же время жуланы, поселившиеся среди сенокосного луга, кормили птенцов преимущественно кобылками. В добыче жуланов, гнездившихся на водоразделе, по опушке соснового леса, чаще всего встречались хрущи (Anomala aenea), гусеницы, прямокрылые и осы (Bembex).

По нашим наблюдениям, жулан в пуще не накалывает свою добычу на шипы и острые сучки деревьев или кустарников, даже если он гнездится на боярышнике. Это в свое время отметил В. Н. Шнитников (1913) для жуланов Центральной и Южной Белоруссии. Причины такого поведения беловежских жуланов не выяснены. А. Н. Промптов (1949) указывает, что жуланы накалывают свою добычу в местностях с обильными кормами. Наоборот, Э. В. Шарлемань (1915) находил наколотую добычу жуланов в годы, бедные крупными насекомыми (лето 1910 г.). По-видимому, популяции белорусских жуланов свойственно отсутствие инстинкта собирания запасов.

В. Н. Шнитников, описывая биологию жулана в Центральной Белоруссии, писал, что «...во время выкармливания птенцов жуланы довольно энергично истребляют молодых птичек, таская их из гнезд...». По М. Н. Богданову (1881), жулан ловит не только птенцов певчих птиц, но и взрослых, а также нападает на лягушек, мышей и кутор. Несмотря на то что в местах гнездовий беловежского жулана многочисленны различные воробьиные, мелкие грызуны и амфибии, характер пищевой специализации его остается типичным для насекомоядной птицы.

Поедаемых жуланами насекомых мы разбили на три группы: а) насекомые, наносящие безусловный вред в сельском и лесном хозяйстве (садовые хрущи, медведки, слепни, усачи, листоеды и др.), в добыче жулана составляют 23%; б) насекомые, могущие быть при известных условиях вредителями в сельском и лесном хозяйстве (гусеницы бабочек, хрущи Anomala, долгоносики Chlorophanus, кобылки, кузнечики, клопы и др.), занимают в питании жулана 49%; в) насекомые, индиферентные и полезные в хозяйстве человека (жужелицы, стрекозы, шмели, осы, муравьи и др.), составляют в добыче жулана 28%.

Только за период выкармливания птенцов (32 дня) пара жуланов уничтожает в районе своего гнездовья в среднем до 7500 экз. насекомых, из которых 72% падает на долю различных вредителей. Следовательно, в условиях Беловежской пущи и ее окрестностях жулан — безусловно полезная птица для сельского и лесного хозяйства, заслуживающая охраны со стороны человека. Ряд исследователей (Богданов, 1881; Кнорре, 1937; Пачоский, 1909) также считают жулана скорее полезной птицей, чем вредной.

Прекрасно приспособляясь к культурному ландшафту, жулан может стать, на наш взгляд, одной из самых полезных птиц в садах, парках и лесных полосах.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов М. Н., 1881. Сорокопуты русской фауны и их сородичи, Зап. АН, т. XXXIX, кн. 1, сл. 6.
Дементьев Г. П., 1954. Семейство сорокопутовые, в кн. «Птицы Советского Союза» под ред. Дементьева и Гладкова, т. VI.
Кнорре Е. П., 1937. Птицы полезные в сельском и лесном хозяйстве, Сб. «Животный мир среднего Поволжья», Куйбышев.
Компаниец А. Г., 1940. Опыт учета гнездовой орнитофауны методом пробных площадок, Зоол. ж., т. XIX, вып. 3.
Крень А. К., 1939. Позвоночные животные заповедника «Лес на Ворскле», Уч. зап. ЛГУ, № 28, вып. 7, сер. биол.
Мельниченко А. Н., 1938. Птицы лесных полезащитных полос степного Заволжья и Приволжья и их хозяйственное значение, Уч. зап. Куйбышевск. гос. пед. и учит. ин-тов, вып. 1.
Пачоский И. К., 1909. Материалы по вопросам о сельскохозяйственном значении птиц, Херсон.
Промптов А. П., 1949. Птицы в природе.
Сомов Н. Н., 1897. Орнитологическая фауна Харьковской губернии.
Титаева Н. Н., Поливанов В. М., 1953. О методике изучения питания мелких насекомоядных птиц в гнездовой период, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 58, № 2.
Формозов А. Н., Осмоловская В. И., Благосклонов К. Н., 1950. Птицы и вредители леса, Изд. Моск. о-ва испыт. природы.
Шарлемань Э. В., 1915. Наблюдения над птицами хвойных лесов и окрестностей г. Киева, Птицеведение и птицеводство, вып. 2-3.
Шнитников В. Н., 1913. Птицы Минской губернии, Мат. к позн. фауны. и флоры, Российск. импер. отд. зоол. Моск. о-ва испыт. природы, т. 6.

ECOLOGY OF LANIUS CRISTATUS COLLURIO L. IN BELOVEZH PUSHCHA

V. F. GAVRIN and *V. A. DATSKEVICH*

State Preserve «Belovezh Pushcha»

Summary

The authors carried out observations afield on the ecology of Lanius cristatus collurio L. in the preserve «Belovezh Pushcha» in 1954. The highest population density of L. cristatus collurio is found in vicinity of Belovezh Pushcha, in the river valleys inhabited by man in particular. The time of the arrival and nesting are described.

The number of eggs in a set varies from 5 to 7, being in average 5.6. At average daily aid temperature of + 16.6 +23.9° incubation of eggs by females lasted 12 days. After 13—14 days the young fly off their nest, though they are fed by the adults 18 days more. Normally nesting period of L. cristatus collurio lasts in Belovezh 60 days.

Belovezh population of L. cristatus collurio has only one reproduction cycle.

A portion of young males aged from 10 to 12 months does not take part in reproduction.

L. cristatus colluria feed their young on 62 insect species, mainly on Coleoptera (47 per cent), Lepidoptera (16.5 per cent), and Orthoptera (15.4 per cent).

A pair of L. cristatus collurio brings their nestlings food 199—265 times daily and 79 per cent of this prey from 7 a. m. to 17 p. m. During the period of feeding the young (32 days) a pair of L. cristatus catches up to 7500 exemplars of different insects, 72 per cent of which belong to insect pests.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

О МОРФОЛОГИИ ВЕРХНИХ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ КИТООБРАЗНЫХ *

С. Е. КЛЕЙНЕНБЕРГ и А. В. ЯБЛОКОВ

Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

Среди обширного и весьма разнообразного типа позвоночных животных мы не можем назвать ни одного отряда, у которого адаптация к жизни в воде зашла бы так далеко и вместе с тем сохранился бы легочный тип дыхания, как это имеет место у китообразных, водный образ жизни которых представляет собой явление вторичное.

Будучи замечательно приспособленными к жизни в воде, китообразные претерпели в геологически короткие сроки колоссальную перестройку всего организма, сравнительно со своими наземными предками. Естественно, что при сохранении легочного типа дыхания подверглась весьма значительным изменениям дыхательная система животных, причем в большей степени эти изменения коснулись именно верхних дыхательных путей. В морфологии верхних дыхательных путей зубатых и беззубых, или усатых, китов наблюдаются принципиальные различия, которые еще недостаточно оценены. До сих пор еще нет описания этого участка дыхательной системы обоих подотрядов в сравнительном аспекте. Не имеется также и описания функций отдельных преобразований. Именно это обстоятельство побудило нас к опубликованию настоящей статьи.

Материалом для работы послужили сборы авторов, произведенные летом 1956 г. на п-ове Канин. Некоторые материалы были получены благодаря любезности В. А. Земского и И. А. Зеленовой; часть рисунков выполнена А. А. Махотиным, за что авторы приносят названным лицам глубокую благодарность.

Морфология носовых проходов

Несмотря на полную редукцию обонятельных раковин, строение надчерепных носовых проходов зубатых китообразных отличается большой сложностью. Это отмечалось еще в начале прошлого столетия В. Скоресби (1825) на примере нарвала (Monodon monocero S. L.), затем было описано с разной степенью точности Пуше и Борегардом (G. Pouchet et H. Beauregard, 1885), Кюкенталем (W. Kükenthal, 1893), Бенгамом (W. Benham, 1901), Хоуэлом (B. Howell, 1927) и Губером (E. Huber, 1934) для настоящего и карликового кашалотов (Physeter catodon L., Kogia breviceps Blaid), белухи (Delphinapterus leucas Pall.), бутылконоса (Hyperoodon ampullatus Lacep), морской свиньи (Phocaena phocaena L.), беспёрого дельфина (Neomeris phocaenoides Cuv.) и нарвала.

* С работой Lawrence B. and Schevill W. E., 1956. The functional anatomy of the Delphinid nose. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, College. vol. 114, No. 4 авторы имели возможность ознакомиться уже после сдачи статьи в печать и потому не смогли использовать ее в настоящей работе.

Указания на сложность структуры носовых проходов зубатых китообразных встречаются также в отечественной литературе (Слепцов, 1955; Томилин, 1955; Клейненберг, 1956а).

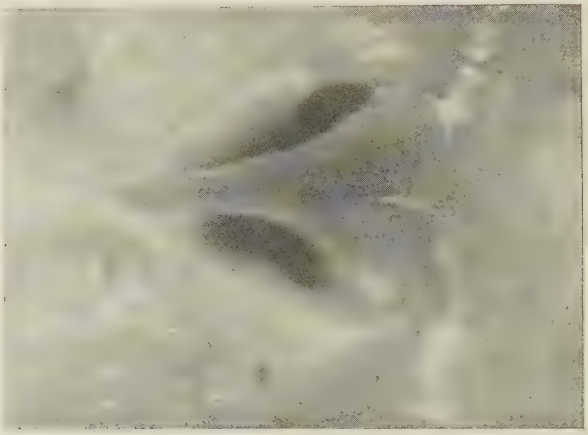


Рис. 1. Дыхало горбача (Megaptera nodosa Bonn.)

Из всей указанной литературы наибольший интерес для нас представляет работа Губера (1934), к сожалению, не законченная и опубликованная после смерти автора в виде заметок.

Уже наружное дыхательное отверстие, так называемое дыхало, у беззубых и зубатых китообразных совершенно различно. У первых их два (рис. 1), у вторых всегда только одно.

Располагаясь у большинства зубатых китообразных на самой верхней части головы, дыхало имеет полулунную форму (рис. 2). У кашалотов дыхательное отверстие находится на конце рыла с левой стороны и имеет вид изогнутой щели. У некоторых речных дельфинов — гангского речного дельфина (Platanista gangetica) и китайского речного дельфина (Lipotes vexillifer Mill.) — дыхало, также располагающееся на верхней части головы, имеет не полулунную, а овальную или щелевидную форму (F. C. Fraser, 1938).

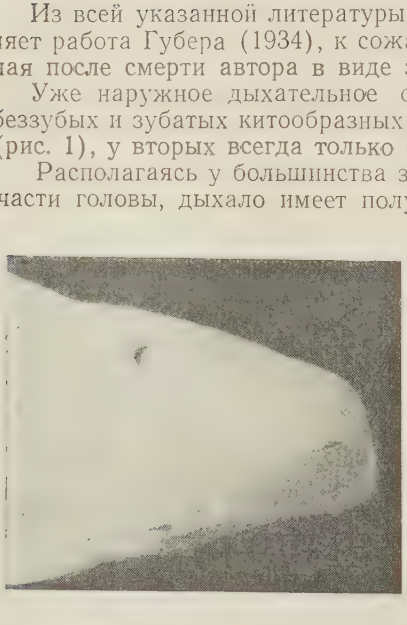


Рис. 2. Дыхало белухи (Delphinapterus leucas Pall.)

Верхнее дыхательное отверстие у зубатых китообразных замыкается у самой поверхности плотными кожно-мышечными складками. Расположение этих складок таково, что выступ одной из них входит в углубление другой. В результате получается своеобразный замок, препятствующий попаданию воды в дыхательные пути.

Непосредственно над костными носовыми проходами черепа располагается целая система воздухоносных мешков, связанных с носовым проходом. В типичном случае, как, например, у морской свиньи, от единого непарного носового прохода, идущего от наружного дыхательного отверстия, берут начало три пары таких мешков (рис. 3). Мешки первой верхней пары мы, вслед за Губером (1934), называем дорсальными

(рис. 3, *а*). Эти мешки отходят непосредственно от щелевидного носового прохода и располагаются впереди от него под слоем подкожной жировой клетчатки. Выстланы они темным многослойным эпителием кожного типа. Таким же эпителием выстланы носовой проход над черепом и описываемые ниже остальные воздухоносные мешки.

Вторая пара мешков, отходящая непосредственно от носового прохода, расположена на поверхности самого черепа, в месте, где единый

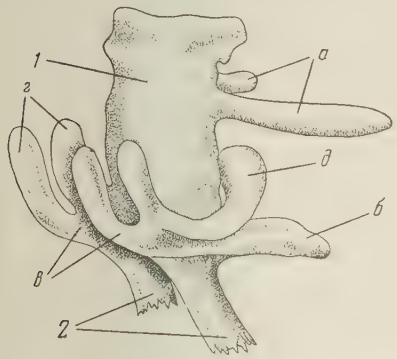


Рис. 3

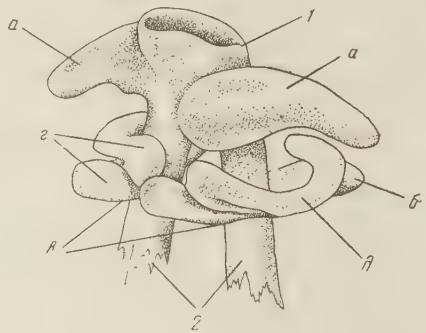


Рис. 4

Рис. 3. Схема строения надчерепных дыхательных путей морской свиньи (Phocaena phocaena L.)

1 — надчерепной носовой проход, *2* — костные носовые проходы; *а* — дорсальные мешки, *б* — премаксиллярные мешки, *в* — назофронтальные мешки, *г* — дополнительные полости назофронтальных мешков, *д* — антеро-латеральные мешки

Рис. 4. Схема строения надчерепных дыхательных путей белухи

Обозначения те же, что на рис. 3

носовой проход делится на два, самостоятельно идущих в черепе. Эти мешки по форме и расположению напоминают дорсальные. Пользуясь терминологией Губера, мы их называем премаксиллярными (рис. 3, *б*).

Третья пара мешков отходит от единого носового прохода на том же уровне, что и вторая, но располагается с другой стороны от прохода — позади него, прилегая к носовым и, частично, фронтальным костям черепа. Это назофронтальные мешки (рис. 3, *в*). В средней и задней частях каждого мешка вверх поднимаются два выроста, которые можно считать самостоятельными мешками (рис. 3, *г*). Каждый из этих выростов небольшого размера (примерно вдвое меньше премаксиллярного мешка), располагается почти параллельно носовому проходу, перпендикулярно к основной плоскости назофронтальных мешков. Эти образования, не описанные Губером, мы называем дополнительными полостями назофронтального мешка. В месте отхождения первых дополнительных полостей располагается небольшое овальное отверстие, ведущее в длинные антеро-латеральные мешки. Эти мешки, огибая справа и слева делящийся в этом месте носовой проход, располагаются впереди и сбоку от него, между дорсальными и премаксиллярными мешками (рис. 3, *д*).

Следует отметить, что верхние части костных носовых проходов, проходящих в черепе несколько наклонно к непарному надчерепному носовому проходу, устьями направлены не в просвет этого единого носового прохода, а в премаксиллярные мешки.

Несколько иначе, но в общем по тому же принципу, построено дыхало белухи. Воздухоносные полости белухи сильно напоминают таковые морской свиньи (рис. 4). Здесь мы видим такое же ярусное расположение мешков, да и сами мешки в общем сохраняют ту же форму.

Однако нельзя не отметить несколько иное, чем у морской свиньи, расположение и строение дорсальных мешков. Если у морской свиньи эти мешки фактически начинаются непосредственно от фронтальной стенки

носового прохода, то у белухи между дорсальными воздухоносными мешками и боковыми (латеральными) частями главного носового прохода расположены собственные небольшие проходы.

Таким образом, дорсальные мешки белухи отходят не непосредственно от носового прохода.

Другой особенностью является разделение единого непарного носового прохода на самостоятельные — правый и левый, уже вблизи отверстий, ведущих в дорсальные мешки, т. е. намного выше, чем у морской свиньи. Перегородка между этими проходами, тонкая в верхней части, значительно утолщается по направлению к черепу. Как вверху, так и внизу она покрыта темным многослойным эпителием, выстилающим так же, как у морской свиньи, все надчерепные полости. Дорсальный мешок, более широкий в передней части, сужается в средней, вновь расширяясь в задней части. Располагается мешок не только впереди от носового прохода, но и сбоку и сзади от него. Как видно из рис. 4, несколько отличны также и другие мешки.

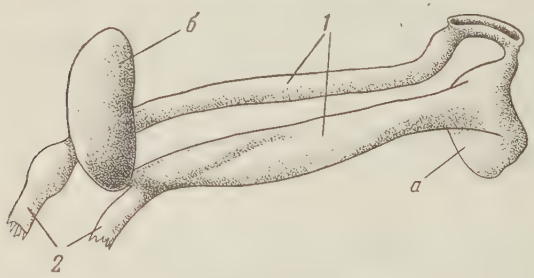


Рис. 5. Схема строения надчерепных дыхательных путей кашалота (Physeter catodon L.)
Обозначения те же, что на рис. 3

Строение надчерепных дыхательных проходов нарвала (Губер, 1934) в общих чертах сходно с таковым как морской свиньи, так и белухи.

Более сильно отличается морфология носовых проходов кашалота, хотя при внимательном рассмотрении нетрудно убедиться в том, что в принципе мы и здесь имеем в общем те же воздухоносные мешки, характерные, очевидно, для всех зубатых китообразных.

Гипертрофическое развитие спермацетового органа, вынесенное далеко вперед и резко смещенное влево дыхательное отверстие и, наконец, развитие правого и левого дыхательных проходов давно привлекали внимание анатомов к кашалоту. Левый носовой проход здесь представляет собой трубку без каких-либо расширений, проходящую от заднего края щелевидного дыхательного отверстия к носовым проходам в черепе. Правый носовой проход, как считают некоторые исследователи (Слепцов, 1955, и др.), зарос и на месте правой ноздри образовался так называемый дистальный мешок (Слепцов, 1955, стр. 52), соединяющийся узким каналом с левой ноздрей. Как видно на рис. 5, в задней части правого носового прохода у черепа образуется большой мешок, соединяющийся с полостью правого носового прохода. Сходное строение носовых проходов обнаружено и у карликового кашалота (W. B. Benham, 1901).

Не останавливаясь на различных теориях, предложенных для объяснения такого строения носовых проходов кашалота, отметим, что и у этих китообразных в строении надчерепных дыхательных путей наблюдается тот же принцип ярусного расположения воздухоносных мешков. В самом деле, почему нельзя считать неширокий проход между передним мешком и полостью ноздри настоящим правым носовым проходом, открывающимся, как и у других зубатых китообразных, в непарную ноздрю? В таком случае этот мешок будет гомологом верхнего дорсального мешка других китообразных, а второй мешок — гомологом назофронтального мешка. Функция этих мешков у кашалота, очевидно, уже иная, чем у других зубатых китообразных, что связано с присутствием громадного спермацетового органа, снабженного мощной мускулатурой.

Следовательно, строение носовых проходов кашалота можно рассматривать как гомологичное строению этих проходов у остальных зубатых

китообразных с изменением функций отдельных морфологических преобразований.

Таким образом, можно констатировать, что у всех зубатых китообразных строение надчерепных дыхательных путей или очень сходно или легко может быть выведено из одного общего типа с ярусно расположенными воздухоносными полостями.

Совершенно очевидно, что эти образования у зубатых китообразных несут определенные функции.

По предположению М. М. Слепцова (1955), значение этих мешков заключается в том, что в них «...задерживаются капли воды, попадающие в дыхало в момент вдоха» (стр. 76). Поэтому автор называет все это образование «брызгальцем».

Мы придерживаемся иной точки зрения, ибо неясно, как может удаляться из сложной системы мешков попавшая туда вода? Почему эти мешки, если они действительно служат для задержания воды, попадающей в дыхало, имеют такую сложную разветвленную форму?

По нашему мнению, главное назначение этих мешков заключается в том, что они закрывают дыхательный проход силой давления воздуха, находящегося в них. Как видно на рис. 3 и 4, эти мешки окружают дыхательный проход со всех сторон. Наполняясь при вдохе воздухом, они после наполнения легких раздуваются и сжимают непарный носовой проход. Помимо этого, верхние (дорсальные) мешки способствуют более плотному закрыванию наружного, открывающегося вниз, клапана, а нижние (назофронтальные и премаксиллярные) — плотному закрыванию отверстий костных носовых проходов. При таком действии описанных образований легко представить себе, что чем сильнее будет давление воздуха в воздухоносных мешках под влиянием внешнего давления, тем надежнее будет закрыт носовой проход.

Другой функцией воздухоносных надчерепных мешков является, по А. Г. Томилину (1955), издавание звуков («звуковая сигнализация»). Это весьма возможно, но механизм издавания звуков, очевидно, иной, чем предполагает А. Г. Томилин. Автор считает, что звук издается в результате вибрации тонкой перегородки, разделяющей правый и левый нижние мешки дыхала. Эта вибрация вызывается, по его мнению, воздухом, поступающим из легких в тот момент, когда он выталкивается наружу через более или менее закрытое дыхало. Однако воздух не может проникнуть из легких к дыхалу во время пребывания зверя под водой. Вероятнее всего, вибрируют не нижние части перегородки между дыхательными мешками, а складки наружного клапана в результате частичного выпускания воздуха из дорсальных мешков.

Допустимо предположить и еще одну функцию этих образований. Весьма вероятно, что вся система мешков, особенно верхних дорсальных, позволяет животному ощущать увеличение наружного давления в связи с глубиной погружения. Возможно, что с увеличением внешнего давления воды воздух выжимается через наружный клапан из верхнего яруса мешков, что может восприниматься зверем, как определенный сигнал, а следовательно, позволяет ему ориентироваться в глубине погружения.

Принципиально иная картина наблюдается в строении носовых проходов беззубых китов. Прежде всего здесь совершенно отсутствует описанная система воздухоносных полостей, характерная для всех зубатых китообразных. Парное наружное дыхательное отверстие сразу дает начало двум надчерепным носовым проходам. Иной и механизм запора наружного дыхательного отверстия, функцию которого выполняет мощная треугольная мышца, расположенная непосредственно у фронтальной стенки каждого носового прохода. Сокращаясь, эта мышца полностью закрывает носовой проход. Существенным отличием представляется также то, что в черепе беззубых китов сохранились обонятельные раковины, полностью отсутствующие у зубатых китообразных.

Еще Бэр (K. E Baer, 1826) обратил внимание на полное и постоянное разобщение пищеводного и дыхательного трактов у зубатых китообразных, впервые объяснив этим возможность заглатывания этими животными пищи в воде. Последующие авторы, исследуя другие виды зубатых китообразных, подтвердили вывод Бэра (F. Bennett, 1837; A. Macalister, 1867; M. Watson and A. Joung, 1880; J. Kernan and N. Schulte, 1918; E. Huber, 1934, и др.).

Полное и постоянное разобщение пищеводного и дыхательного трактов в глотке зубатых китообразных объясняется своеобразным строением гортани этих животных. Гортань зубатых китообразных резко отличается от гортани всех других млекопитающих.

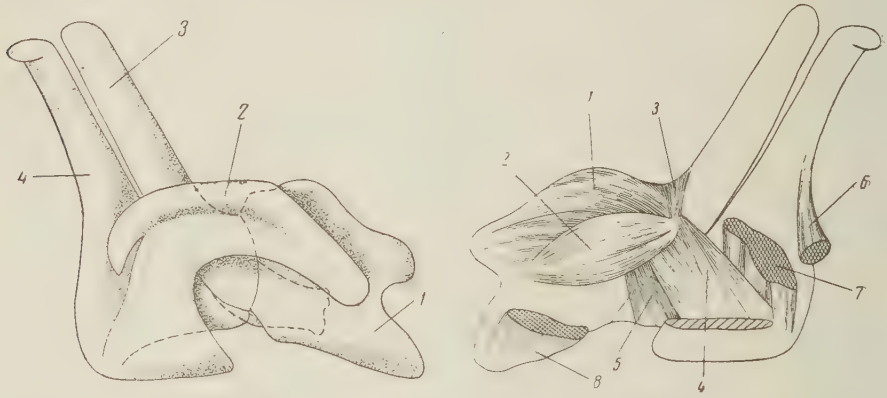


Рис. 6 Рис. 7

Рис. 6. Гортанные хрящи белухи

1—перстневидный хрящ, *2*—щитовидный хрящ, *3*—черпаловидные хрящи, *4*—надгортанник

Рис. 7. Мускулатура гортани белухи

1 — верхний (задний) кольцевидно-черпаловидный мускул, *2* — боковой кольцевидно-черпаловидный мускул, *3* — поперечный черпаловидный мускул, *4*— щитовидно-черпаловидный мускул, *5* — внутренний сжиматель гортани, *6* — подъязычно-надгортанный мускул, *7* — гортанно-глоточный констриктор, *8* — кольцевидно-щитовидный мускул

Как видно из рис. 6, основу гортани составляет перстневидный хрящ (рис. 6. *1*). Снаружи к нему присоединяется большой щитовидный хрящ (рис. 6, *2*). Спереди примыкают чрезвычайно длинные черпаловидные хрящи (рис. 6, *3*), которые вместе с массивным вытянутым надгортанником (рис. 6, *4*) образуют так называемую гортанную, или носовую, трубку.

В целом гортань представляет компактное массивное образование. Хорошо развитые суставные поверхности между перстневидным хрящом и хрящами трахеи, а также между черпаловидным хрящом и хрящами трахеи, обеспечивают некоторую подвижность всей гортани относительно трахеи.

Существующее суставное соединение между черпаловидными хрящами и перстневидным хрящом обеспечивает подвижность черпаловидных хрящей относительно всей гортани. Остальные хрящи гортани соединяются между собой связками или непосредственно стараются, как, например, надгортанник и щитовидный хрящ.

Описанное строение гортани характерно для белухи, морской свиньи, кашалота. Как известно из литературы, так же устроена гортань нарвала и гринды (S. Hein, 1914), карликового кашалота (W. B. Benham, 1901), гангского дельфина (A. Anderson, 1878).

Не разбирая в деталях мускулатуру гортани, отметим лишь мышцы, непосредственно участвующие в процессе дыхания (рис. 7): 1—2. Верхний (задний) и боковой кольцевидно-черпаловидные мускулы (m. crico-

arytaenoides posterior, m. crico-arytaenoides lateralis) связывают черпаловидные хрящи с кольцевидным; при сокращении они разворачивают черпаловидные хрящи, участвуя таким образом в открывании гортани. 3. Поперечный черпаловидный мускул (m. arytaenoides transversus), связывая основания черпаловидных хрящей, участвует в открывании гортани. 4. Щитовидно-черпаловидный мускул (m. thyreoarytaenoideus) действует как антагонист кольцевидно-черпаловидных мускулов, возвращая черпаловидные хрящи в исходное положение после разведения. 5. Внутренний сжиматель гортани (m. constrictor laryngeus internus) (мускул, не описанный другими авторами) охватывает нижнюю часть полости гортани нешироким полукольцом; при сокращении он сводит нижние части черпаловидных хрящей, а также, очевидно, сжимает нижнюю железистую часть гортани, выдавливая секрет из глубоких и разветвленных проходов желез этого участка. 6. Подъязычно-надгортанный мускул (m. hyo-epiglotticus), начинаясь сухожилием на фронтальной поверхности надгортанника, идет к рогам и телу подъязычной кости; при сокращении отводит верхнюю часть надгортанника, открывая вход в гортань. 7. Гортанно-глоточный констриктор (m. constrictor laryngo-pharyngeus) — один из наиболее мощных мускулов гортани; связывает гортань с глоткой; часть его образует нёбно-глоточный сфинктер (sph. palatopharyngeus), постоянно удерживающий гортанную трубку поперек глотки[1] (рис. 8, 2); в целом гортанно-глоточный констриктор удерживает всю гортань и препятствует выскальзыванию головки гортанной трубки из внутреннего носового отверстия (рис. 8). 8. Кольцевидно-щитовидный мускул (m. crico-thyreoideus) (рис. 7), начинаясь с наружной поверхности дужки кольцевидного хряща, идет к нижнему краю заднего рога и пластинке щитовидного хряща; при сокращении участвует в закрывании гортани.

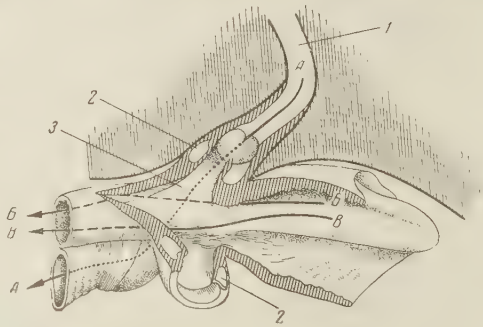


Рис. 8. Продольный разрез глотки белухи (по С. Е. Клейненбергу, 1956, с изменениями)

А—А — путь воздуха, *Б—Б*, *В—В* — путь пищи; *1* — костные дыхательные пути, *2* — нёбно-глоточный сфинктер, *3* — носовая (гортанная) трубка

Из мышц, не показанных на рисунке, следует отметить: подъязычно-щитовидный мускул (m. thyreo-hyoideus), который связывает тело подъязычной кости с гортанью, укрепляя этим гортань и грудинно-щитовидный мускул (m. sterno-thyreoideus), связывающий гортань с грудиной.

Таким образом, в целом строение гортани и расположение мускулатуры обеспечивают постоянное удерживание гортанной трубки около хоан. Собственная мускулатура гортани обеспечивает открывание и закрывание входа в гортань — разведение и сведение черпаловидных хрящей и надгортанника.

Следовательно, глотка зубатых китообразных оказывается постоянно перегороженной гортанной трубкой, что, казалось бы, затрудняет прохождение через глотку пищи. Однако в строении собственно глотки зубатых китообразных имеются характерные морфологические особенности. На всем протяжении глотка выстлана многослойным плоским эпителием, в котором, например в оральной части глотки белухи, хорошо заметна система тонофибрилл, значительно увеличивающих механическую прочность эпителия и указывающих на возможность сильного растяжения этой части глотки. Толщина многослойного эпителия различна на раз-

[1] По предположению, высказанному А. Н. Дружининым, этот сфинктер может являться производным мускулатуры мягкого нёба наземных млекопитающих.

ных участках, составляя в среднем около 600 μ. В задней пищеводной части глотки появляется хорошо выраженный ороговевший слой. Передняя часть глотки, от корня языка до основания гортанной трубки, изборождена многочисленными глубокими складками. На поверхности этих складок открываются выводные протоки множества мелких желез, секреторные отделы которых располагаются в подслизистой и отчасти — слизистой оболочках. В секреторных отделах этих желез можно различить участки, продуцирующие как слизистый, так и белковый секрет, но слизистые участки преобладают и по величине и по количеству.

Тесно расположенные в начале глотки, эти железы образуют своеобразное «железистое кольцо» (Яблоков, 1958). Секрет желез этого кольца обволакивает проглатываемую пищу и тем облегчает ее прохождение через глотку.

Рис. 9

Рис. 10

Рис. 9. Открытая гортань сейвала (Balaenoptera borealis Less.)
1 — надгортанник, *2* — черпаловидные хрящи
Рис. 10. Закрытая гортань сейвала

Сходное строение имеет глотка морской свиньи, кашалота и берардиуса. У последних двух менее сильно развито «железистое кольцо», что согласуется с преимущественным питанием этих животных более мягкой, легко проглатываемой пищей — головоногими моллюсками.

Таким образом, постоянное перегораживание глотки зубатых китообразных описанной выше гортанной трубкой компенсируется возможностью сильного растяжения стенок глотки и обволакиванием проходящей пищи слизью.

Принципиально иная картина наблюдается в строении глотки усатых китов. Здесь гортанные хрящи не образуют трубки (рис. 9). В момент глотания надгортанник просто прикрывает отверстие гортани(рис. 10), открывая последнее во время дыхания. Таким образом, здесь лишь временно устанавливается непрерывный путь воздуха от наружных дыхательных отверстий к легким. Попаданию воды из ротовой полости в дыхательные пути препятствует мощный переднеглоточный сфинктер, полностью прерывающий сообщение глотки с ротовой полостью во время дыхания.

Следовательно, можно констатировать, что у беззубых китов, в отличие от зубатых, постоянное разобщение дыхательного и пищеводного путей отсутствует, аналогично наземным млекопитающим.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфология верхних дыхательных путей китообразных весьма своеобразна. Различия в строении этого участка дыхательной системы у зубатых китообразных и у наземных млекопитающих так же велики, как и различия в строении у двух подотрядов отряда китообразных. В самом деле отличия имеются: в наружном дыхательном отверстии, в принципе его закрывания, в морфологии надчерепных носовых проходов и в морфо-

логии гортани и глотки. При этом нельзя не отметить, что строение верхних носовых проходов, гортани и глотки всех зубатых китообразных чрезвычайно сходно или легко может быть выведено из одного общего типа.

Различия в морфологии верхних дыхательных путей зубатых и беззубых китов настолько велики, что позволяют высказать предположение о дифилитическом происхождении отряда китообразных. Разумеется, эта мысль высказывается нами в самой общей форме и должна оцениваться только как предположение.

Кроме того, изложенный нами материал, подтверждающий большую застрахованность дыхательных путей зубатых китообразных от попадания в них воды, может рассматриваться как подтверждение точки зрения М. М. Слепцова (1955). Слепцов считает, что зубатые китообразные, питающиеся быстро движущимися объектами, в отличие от усатых, дышат при быстром движении, что не приходится делать усатым китам.

Представители зубатых китообразных являются лучшими ныряльщиками, достигающими глубин, не доступных всем усатым китам, что также может быть связано с более надежной защитой дыхательных путей от попадания в них воды.

ЛИТЕРАТУРА

Клейненберг С. Е., 1956. Особенности дыхания китообразных, Усп. совр. биол., т. 41, вып. 3.— 1956а. Млекопитающие Черного и Азовского морей, М.

Скоресби В., 1825. Поденные записки о плавании на северный китовый промысел СПб.

Слепцов М. М., 1955. Китообразные дальневосточных морей, Владивосток.

Томилин А. Г., 1955. О поведении и звуковой сигнализации китообразных. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. XVIII.

Anderson A., 1878. Anatomical and zoological results of two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and a monograph of two Cetacean genera Platanista and Orcella, Vol. 1, London.

Baer K. E., 1826. Die Nase der Cetaceen erläutert durch Untersuchung der Nase des Braunfisches, Isis.

Benham W. B., 1901. On the larinx of certain Whales (Cogia, Balaenoptera, Ziphius), Proc. Zool. Soc. London.

Bennett F. D. B., 1837. On the Natural History of the Spermaceti whale, Proc. Zool. Soc. London.

Fraser F. C., 1938. Whales and dolphis, New York.

Hein S. A., 1914. Contribution to the anatomy of Monodon monoceros, Amsterdam.

Howell B., 1927. Contribution to the anatomy of the Chinese Finless Porpoise Neomeris phocaenoides, Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 70, art. 13.

Huber E., 1934. Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea, Carneg. Inst. Wash. Pub., No. 447.

Kernan J. D. and Schulte N. W., 1918. Memoranda upon the anatomy of the respiratory tract, foregut, and thoracic viscera of a foetal Kogia breviceps, Bull. Amer. Museum Natur. History, vol. 38, art. VIII.

Kükenthal W., 1893. Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, Jena.

Macalister A., 1867. On some points in the Anatomy of Globicephalus svineval, Proc. Zool. Soc. London.

Pouchet G. et Beauregard H., 1885. Note sur l'organe du spermaceti, Comp. rend. de la Soc. de Biol. Paris, vol. 2, an. 37.

Watson M. and Young A. H., 1880. On the anatomy of the Northern Beluga, Trans. Roy. Soc. Edinb., vol. XXIX, p. 1.

ON THE MORPHOLOGY OF THE UPPER PART OF RESPIRATORY TRACT IN CETACEA

S. E. KLEINENBERG and *A. V. YABLOKOV*

Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

In the paper presented morphology of supracranial nasal canals, larynx and pharynx of Odontoceti and Mystacoceti is described from the comparative aspect.

Interpretation of functions of different reorganizations is given and a completely different principle of structure of the upper part of respiratory tract in the above suborders of Cetacea is established

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О СПОЛЗАНИИ КЛЕЩЕЙ С ГРЫЗУНОВ

Р. Л. НАУМОВ (МОСКВА)

С целью выяснения роли мелких млекопитающих в прокормлении ювенальных стадий Ixodes persulcatus P. Sch. проводилось исследование грызунов на клещеносительство[1]. Грызуны отлавливались плашками Геро. Осмотр ловушек проводился два раза в сутки: в 6—7 и в 17—18 час. Наибольшее количество зверьков попадало в ловушки ночью, с 21—22 до 2—3 час. (табл. 1).

С грызунов, отловленных плашками, клещи довольно скоро сползают, поэтому получаемый таким путем материал не является полноценным в паразитологическом отношении (Олсуфьев, 1953). Для выяснения скорости сползания клещей зверьки вынимались из ловушек в течение всей ночи сразу же после их попадания и помещались в мешочки по 1 экз. в каждый. Мешочек со зверьком лежал на земле, т. е. находился в тех же условиях, что и ловушка. Через каждые 3 часа зверька перекладывали в новый мешочек, а старый завязывали и этикетировали. Затем в лаборатории проводили осмотр мешочков и грызунов.

Таблица 1

Попадание грызунов в ловушки в течение ночи

Часы суток	Число зверьков в %
18—23	19,8
23—1	51,6
1—2	18,7
2—3	7,7
3—6	2,2

Отлов проводился с 13 июня по 26 июля в течение 6 ночей. Всего за это время был отловлен 91 экз. мелких млекопитающих; в том числе: желтогорлая мышь (Apodemus flavicollis Melch).— 23 экз., рыжая полевка (Clethrionomys glareolus Sch.) — 20 экз., полевая мышь (Apodemus agrarius Pall.) — 18 экз., лесная мышь (Apodemus silvaticus L.) — 27 экз., обыкновенная бурозубка (Sorex araneus L.) — 2 экз., домовая мышь (Mus musculus L.) — 1 экз. С этих животных было собрано 17 личинок и 20 нимф Ixodes persulcatus, 290 личинок Dermacentor pictus и Dermacentor marginatus. Определение личинок рода Dermacentor до вида не проводилось, однако о наличии только двух указанных видов этого рода говорит определение сборов взрослых стадий.

За первые 3 часа после попадания зверьков в ловушку сползло 40,6% личинок Ixodes persulcatus и 86,2% личинок рода Dermacentor. К 6 часам утра, т. е. ко времени обычного обхода ловушек, сползло соответственно 53% и 92% (табл. 2).

Эти данные по сползанию клещей следует считать несколько завышенными, так как при перекладывании из мешочка в мешочек часть клещей, не успевших присосаться к зверьку до его попадания в ловушку или отпавших после его смерти, вероятно, стаскивалась мешочком механически.

Большая скорость сползания клещей с трупов грызунов не позволяет составить сколько-нибудь правильного представления о динамике и величине заклещевения мелких млекопитающих при обычном методе отлова их плашками.

Знание истинных данных по заклещевению грызунов представляет большой интерес для установления роли мышевидных в переносе и выкармливании клещей. Однако существующие методы отлова грызунов (канавки с колодцами и живоловки) не позволяют получить таких данных. В колодцах часто накапливается вода, зверьки идут в них значительно хуже, чем в плашки. Применение живоловок также сопряжено со значительными трудностями (громоздкость, часто невозможность их использования в больших масштабах).

Наиболее доступным методом, дающим очень близкие к истинным данные, является отлов плашками при установлении ночных дежурств на ловушках. Зверька сразу

[1] Работа проведена экспедицией Института вирусологии им. М. Д. Ивановского в Куйбышевской области.

Таблица 2

Сползание личинок * Ixodes persulcatus и личинок рода Dermacentor

Температура в 7 час. в °С	Дата облова	Добыто зверьков	Собрано клещей	Сползло за 3 часа		Сползло за 6 час.		Осталось клещей
				абс.	в %	абс.	в %	
			Личинки Ixodes persulcatus					
14,8	13.VI	8	72	31	43,0	43	59,7	29
12,9	20.VI	9	33	11	33,3	15	45,5	18
14,0	8.VII	15	8	4	50,0	4	50,0	4
14,5	16.VII	25	37	13	35,1	16	43,2	21
12,0	20.VII	18	8	4	50,0	4	62,3	3
14,0	26.VII	16	12	6	50,0	7	58,3	5
	Итого:	91	170	69	40,5	90	53,0	80
			Личинки рода Dermacentor					
14,8	13.VI	8	—	—	—	—	—	—
12,9	20.VI	9	—	—	—	—	—	—
14,0	8.VII	15	40	36	90,0	38	95,0	2
14,5	16.VII	25	119	102	85,7	107	90,0	12
12,0	20.VII	18	99	89	89,9	94	95,0	5
14,0	26.VII	16	32	23	71,9	27	85,0	5
	Итого:	91	290	250	86,2	266	92,0	24

* Результаты сползания нимф не приведены ввиду небольшого количества материала.

же после попадания в ловушку помещают в мешочек (желательно вместе с плашкой, которую заменяют новой). Момент попадания зверька при не очень большой линии (40—60 ловушек) и при тихой погоде хорошо определяется на слух. При таком методе отлова мелких млекопитающих достигаются наименьшие потери паразитологического материала.

ЛИТЕРАТУРА

Олсуфьев Н. Г., 1953. К экологии лугового клеща Dermacentor pictus Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе Европейской части РСФСР, Вопр. краевой паразитол., т. 8, АМН СССР.

ON THE SLIPPING DOWN OF TICKS FROM THE RODENTS THOSE LATTER BEING CAUGHT IN KILLING TRAPS

R. L. NAUMOV

Summary

By means of special experiments it was found out that when catching rodents by killing traps for the study on their bearing of ticks, the data obtained on the infection with ticks are strongly reduced. So, by the time of inspection of traps as much as, in average, 53 per cent of larvae of Ixodes persulcatus, and 92 per cent of larvae of Dermacentor Koch slip down.

О ПОТРЕБЛЕНИИ ГАМБУЗИЕЙ МЯСА ОСОБЕЙ СОБСТВЕННОГО ВИДА

М. А. АБДУЛЛАЕВ

Кафедра зоологии Бухарского государственного педагогического института им. С. Орджоникидзе

В настоящей статье мы приводим данные наших наблюдений над потреблением гамбузией (Gambusia affinis holbrooki Gir.) мяса особей собственного вида.

Опыты производились над 15 гамбузиями весом от 300 до 1790 *мг*, в двух вариан-

тах. Подопытные рыбки помещались отдельно в аквариумах емкостью 2 *л*. Вода в аквариумах менялась ежедневно.

В первом варианте опыта, который был проведен с 14 марта по 5 апреля, рыбки до начала кормления голодали в течение 5 суток, во втором варианте — не голодали. Кормление начиналось на 2-й день после помещения рыбок в аквариум. Дно аквариума было застлано тонким слоем тщательно промытого песка, что несколько приближало условия в аквариуме к естественным. Продолжительность опыта в первом варианте — 22 дня, во втором — 21 день. Кормили подопытных рыбок слегка высушенными, тертыми гамбузиями и свежей икрой. Корм давали два раза в сутки, в достаточном количестве. К началу очередного кормления остатки пищи от предыдущего кормления удалялись из аквариума. Температура в период работы в аквариумах колебалась от 10 до 16°. После окончания опытов рыбки были подвергнуты биохимическому анализу. В опыте были только самцы. До и после опыта их тщательно взвешивали. Результат биохимического анализа рыбок в первом варианте опытов приводим в таблице.

№ рыбок	Вес в *мг*			Содержание в %				
	первоначальный	в начале опыта	в конце опыта	воды	сухого остатка	золы	органических веществ	жира
1	420	300	270	77,7	22,3	50,0	50,0	10,6
2	520	340	345	76,8	23,2	37,5	62,5	10,9
3	535	300	320	78,1	21,9	57,1	42,9	9,2
4	300	290	300	73,3	26,7	31,2	68,8	10,9
5	1300	1000	1100	80,0	20,0	50,0	50,0	5,6
6	1200	1120	1100	80,0	20,0	45,5	54,5	11,6
7	1000	840	870	77,1	22,9	45,0	55,0	9,0
8	700	600	600	81,7	18,3	45,5	54,5	9,9
9	650	500	580	72,4	27,6	43,8	56,2	10,6
10	300	210	230	78,2	21,8	40,0	60,0	10,3
	В среднем			77,5	22,5	44,5	55,5	8,9

Оказалось, что при длительном голодании подопытные рыбки теряют бо́льшую часть веса; в результате кормления они, хотя и прибавляют в весе, но не успевают полностью восстановить его. Подопытные рыбки за период голодания потеряли в весе от 80 до 235 *мг*, в среднем — 190,5 *мг*, после кормления увеличение в весе составило в среднем 39,2 *мг*. Биохимический анализ показывает, что в организме подопытных рыб содержится большее количество воды, чем в организме контрольных.

Второй вариант опыта был проведен с 2 по 24 апреля 1956 г. В этом варианте рыбки не подвергались длительному голоданию и не теряли в весе. Все рыбки во втором варианте опыта увеличили свой вес от 20 до 80 *мг* (в среднем на 44 *мг*).

Следовательно, гамбузия может питаться мясом особей своего вида.

ЛИТЕРАТУРА

Бродский С. Я., Дубинин В. Б., Старков В. В., Шпет Г. В., 1956. Случаи каннибализма у животных, Природа, № 7.

Каландадзе Л. П. и Таирова А. М., 1939. К вопросу изучения врагов, болезней и каннибализма у гамбузии, III кавказск. съезд по борьбе с малярией.

Ключарева О. А., 1956. О некоторых вопросах внутривидовых отношений у рыб, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 2.

Клюшкина Е. А., 1956. Редкий случай каннибализма у клещей семейства Ixodidae, Зоол. журн., т. XXXV, вып. 4.

ON THE CASES OF CANNIBALISM AMONG THE GAMBUSIA AFFINIS HOLBROOKI GIR.

M. A. ABDULLAYEV

Chair of Zoology, Bukhara State Pedagogical Institute

Summary

The author showed that Gambusia may feed on individuals belonging to its own species.

МАТЕРИАЛЫ К ОРНИТОФАУНЕ ПРИБАЙКАЛЬЯ

Л. И. МАЛЫШЕВ

Отдел биологии Восточно-Сибирского филиала Академии наук СССР (Иркутск).

Летом 1954 и 1955 гг. автор исследовал птиц побережий северной части оз. Байкал. Ниже сообщается о наиболее интересных орнитологических находках.

1. **Otus scops pulchellus** Pall. Гнездо совки-сплюшки найдено 15 июля на западном побережье Северного Байкала в районе мыса Рытый (53°50′ с. ш.). Ранее считалось, что северо-восточная граница ареала сплюшки проходит примерно на 400 *км* южнее, близ Кяхты. Одна самка, ad., Северо-Западный Байкал, мыс Рытый, 15. VII 1955.

2. **Caprimulgus europaeus europaeus** L. Гнездо козодоя обнаружено 25 июня на берегу бухты Заворотной (северо-западное побережье, 54°20′ с. ш.). Это местонахождение расположено севернее ранее известного крайнего северо-восточного предела распространения козодоя. Одна самка, ad., Северо-Западный Байкал, бухта Заворотная, 25. VI 1955.

3. **Spinus spinus** L. В июне-августе 1954 и 1955 гг. мы наблюдали чижей в пяти пунктах побережья Северного Байкала. По-видимому, на Байкале имеется их обособленная популяция. 1 экз., sen.?, Северо-Восточный Байкал, бухта Томпуда, 28. VII 1954.

4. **Emberiza chryzophrys** Pall. Желтобровая овсянка, по-видимому, обитает не только на восточном, но и на западном побережье Северного Байкала (54°43′—55°26′ с. ш.). Здесь её выводки трижды наблюдались в августе. Одна самка, subad., Северо-Западный Байкал, бухта Богучанская, 19. VIII 1955.

5. **Eremophila alpestris flava** Gm. Рогатые жаворонки гнездятся на гольцах Баргузинского хребта. Здесь 4 июля найдено гнездо с тремя сильно насиженными яйцами. Мнение о гнездовании рогатых жаворонков на Байкальском хребте, по-видимому, ошибочно. Там они нами и Б. К. Штегманом (1936) не обнаружены, несмотря на усердные поиски.

6. **Monticola saxatilis turkestanica** Zar. Пестрый каменный дрозд — обычная гнездящаяся птица в южной части западного побережья Северного Байкала (район мысов Рытый и Заворотный) и на западном побережье Среднего Байкала. Севернее встречен в районе мысов Малый и Большой Черемшаный, Большая Коса и Котельниковский, на восточном побережье — на гольцах р. Томпуды. Можно предполагать, что этот вид гнездится вокруг всего Байкала. Добыто 4 экз.

7. **Oenanthe isabellina** Temm. На гнездовании плясуньи встречены на о-ве Ольхон и в районе бухты Ая (западное побережье Среднего Байкала). До сих пор на Байкале их наблюдали лишь на пролете в южной части озера (Taczanwski, 1891). Одна самка, subad., Северо-Восточный Байкал, Чивыркуйский залив, 13. VII 1954; один самец, ad., Байкал, о-в Ольхон, 9. VI 1954.

8. **Oenanthe hispanica pleschanka** Lepech. Гнездящиеся плешанки обычны в районе мысов Рытый и Саган-Моран (53°50′—54°05′ с. ш.). До этого считалось, что северная граница их ареала проходит южнее. Один самец, ad., Северо-Западный Байкал, мыс Шартла, 5. VII 1955; одна самка, ad., Северо-Западный Байкал, мыс Саган-Моран, 4. VII 1955.

9. **Phoenicurus phoenicurus phoenicurus** L. Пение самца горихвостки-лысушки было слышно 19 июня в районе бухты Заворотной (54°16′ с. ш.). Другой самец встречен в низовьях р. Рели (55°20′ с. ш.). Это крайнее, ранее неизвестное, северо-восточное нахождение вида. Один самец, ad., Северо-Западный Байкал, низовье р. Рели, 14. VIII 1955.

10. **Prunella collaris erythropygia** Ew. Гнездо альпийской завирушки с полуоперенными птенцами обнаружено 10 июля в альпийском поясе на гольцах Байкальского хребта в окрестностях мыса Анютха. Первая в пределах СССР находка гнезда этого подвида. Оно помещалось на земле, в небольшой нише под навесом стелющейся куртины барбарисолистной ивы на крутом (45°) травяном склоне. Родители собирают корм поблизости от гнезда, на влажных уступах скал. Одна самка, ad., Байкальский хребет в районе мыса Анютха, 10. VII 1955.

SOME DATA ON THE ORNITHOFAUNA IN THE BAIKAL REGION

L. I. MALYSHEV

Section of Biology, East-Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

At the shores of the northern part of the lake Baikal the author collected Otus scops pulchellus Pall., Caprimulgus europaeus europaeus L., Spinus spinus L., Emberiza chryzophrys Pall (at the western shore), Monticola saxatilis turkestanica Zar., Oenanthe hispanica pleschanka Lepech. and Phoenicurus phoenicurus phoenicurus L. Eremophila alpestris flava Gm. is apparently absent on the Baikal mountain range. Oenanthe isabellina Temm. was found nesting on the western shore in the middle part of the Baikal. A nest of Prunella collaris erythropygia Sw. was found on the Baikal mountain range, for the first time on the territory of the USSR.

О ДАЛЬНЕЙШИХ НАПРАВЛЕНИЯХ РАБОТ В ОБЛАСТИ ОХРАНЫ, ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ КАЛАНА

И. И. БАРАБАШ-НИКИФОРОВ

Воронежский государственный университет

Один из инициаторов и виднейших теоретиков дела акклиматизации животных в СССР Б. М. Житков, положительно оценивая идею интродукции калана на Мурмане и достигнутые в этой области первые результаты (см. сборник «Калан», 1947), подчеркивал еще в 1940 г., что локализация каланов в одной точке ставит под угрозу существование их стада, увеличивает возможность гибели от всяких непредвиденных случайностей [1].

Со времени этого высказывания прошло много лет. Присоединение к СССР Курильских островов, у берегов которых сохранилось сравнительно большое стадо каланов, существенно изменило общую ситуацию и привело к тому, что первоначальный план, предусматривавший возобновление акклиматизационных работ, оказался отброшенным.

Данное положение требует, на наш взгляд, серьезного обсуждения. Признавая, что вопрос о необходимости искусственного расселения каланов в значительной степени утратил свою прежнюю остроту, мы не можем, однако, считать обоснованным снятие его с повестки дня. Рассредоточение популяций животных путем размещения в нескольких отдаленных друг от друга пунктах должно считаться обязательным для всех особо ценных и медленно размножающихся видов. Если соответствующие шаги в этом направлении предпринимаются по отношению к зубру, то совершенно того же требует и калан.

Весьма обнадеживающие результаты опыта переселения каланов на Мурман заслуживают особого внимания. Ясно, что если бы не случайность, вследствие которой переселенными оказались только самцы, мы могли бы уже стоять перед фактом образования, хотя бы в зародыше, мурманского стада каланов. Способы лова и содержания каланов в неволе в значительной степени уже освоены; использование авиатранспорта существенно облегчит переброску зверей [2].

Мурманское побережье с его незамерзающим морем и неисчерпаемыми запасами морских ежей и других беспозвоночных, служащих пищей каланам, является исключительно благоприятным для указанной цели районом. Это — пустующая экологическая ниша, заполнить которую может только калан. Акклиматизация каланов в районе с громадными неиспользуемыми запасами корма позволит превратить последние в драгоценную пушнину. В целях предотвращения массового ухода каланов за пределы предназначенного для акклиматизации района следует в течение некоторого времени после перевозки выдержать животных в одной из удобных для этого бухт или просто в загородке. При наличии устойчивых благоприятных условий каланы не склонны к перемене места обитания [3]. В случае, если бы эти расчеты не подтвердились, рентабельным оказалось бы и полувольное разведение каланов в соответствующем огороженном пространстве с использованием той же кормовой базы (беспозвоночных) и отчасти — сырьевых продуктов местных рыбных промыслов.

Хотя акклиматизация калана и не может дать быстрый хозяйственный эффект, тем не менее высокая ценность меха зверя в конечном итоге приведет к важным в экономическом отношении результатам. Научный интерес подобного рода работ в доказательстве не нуждается.

ВЫВОДЫ

1. Вопрос о целесообразности искусственного расселения каланов с целью их рассредоточения не утрачивает своего значения и в настоящее время.

2. Совершенно необходимо заселить каланом восточное побережье Мурмана, обладающее, наряду с общими весьма благоприятными условиями, исключительно богатой кормовой базой для этого зверя.

3. С целью предотвращения ухода каланов за пределы района акклиматизации необходимо предварительно выдерживать перевезенных животных в течение некоторого времени в отгороженной от моря бухте или в несложном загоне.

4. На первом этапе работа должна носить опытный характер. В случае выявления

---

[1] Придавая большое значение продолжению работ по акклиматизации калана на Мурмане, Б. М. Житков настоял на включении подробных сведений, касающихся природных условиях этого района, в подготавливавшуюся мной тогда монографию о калане, первым редактором которой он был.

[2] Имевший место значительный отход каланов во время перевозки на Мурман не должен служить поводом к отказу от дальнейших транспортировок. Совершенно очевидно, что при надлежащей постановке дела можно будет избежать этого явления.

[3] Вспомним, что, очутившись в январе 1940 г., на свободе, перевезенный на Мурман одиночный самец упорно держался в районе опыта (его встречали здесь вплоть до весны 1942 г.) Ясно, что самки, особенно с детенышами, будут еще более привязаны к месту.

у выпущенных каланов тенденции к уходу в другие места вольное разведение должно быть заменено полувольным (в отгороженной бухте) с использованием кормовых возможностей района работ.

5. Для переброски каланов целесообразно испробовать авиатранспорт.

6. Дальнейшее изучение биологии калана (в природных условиях и при клеточном содержании), акклиматизационные работы и принятие действенных мер к охране зверя во всех местах его обитания представляют совершенно необходимые условия для осуществления важной задачи увеличения стада калана.

ON THE DIRECTIONS OF THE WORK TO BE CARRIED OUT IN THE PROVINCE OF CONSERVATION, STUDY AND MAKING USEFUL ENHYDRA LUTRIS

I. I. BARABASH-NIKIFOROV

Voronezh State University

Summary

In the paper presented the problem is raised on the necessity of continuing the complex of works on conservation, study and making useful Enhydra lutris, in particular those on its acclimatization in favourable areas.

К БИОЛОГИИ ВЫДРЫ

Л. М. БЕНЬКОВСКИЙ

Восточно-Сибирская зональная лаборатория Всесоюзного научно-исследовательского института охотпромысла (Иркутск)

При проведении учета речного бобра в Белорусской ССР в системе р. Сожа в июне 1955 г. параллельно велись наблюдения за питанием речной выдры, результаты которых и приводятся ниже.

В июне у с. Александровского, стоящего на берегу Сожа, была обнаружена ободранная туша взрослого самца выдры. Вес ее оказался 5,5 *кг*, общая длина тела — 105 *см*. Семенники не были увеличены. В желудке было найдено: 1) шесть — 10 речных пиявок, 2) пять-семь щучек размером 13—17 *см*, 3) один окунек размером 10 *см*, 4) 450 *г* личинок жука-плавунца, 5) пять-семь водолюбов, 6) зеленая жаба.

28 июня во временном гнезде бобра, построенном на период затопления по верху обитаемой хатки, были обнаружены три порции кала выдры, каждая весом 45 *г*, состоявшие в основном из хитиновых частей плавунца. В каждой порции было около 300 плавунцов, что в сумме составляло около 900 плавунцов; вес одного плавунца в среднем равен 1,48 *г* [1].

Таким образом, по нашим данным, в июне в питании выдры преобладают водяные жуки, уничтожением которых выдра приносит некоторую пользу рыбному хозяйству. Интересно отметить, что, судя по сохранности в экскрементах речных пиявок, последние проходят через желудочно-кишечный тракт внешне не поврежденными.

Выдра не является врагом речного бобра. Мы наблюдали, как молодые выдры и бобрята играли в водоеме невдалеке от хатки, не нападая друг на друга. Об этом же нам рассказывали жители дер. Шепетович, Чечерского района, и наблюдатель бобрового заказника Г. В. Дробышевский. О совместном обитании речного бобра и выдры сообщают в своей работе «Новые данные по экологии выдры» М. И. Владимирская, В. Д. Лебедев и А. А. Насимович [Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. VIII (3), 1953].

ON THE BIOLOGY OF THE OTTER

L. M. BEN'KOVSKY

East-Siberian Zonal Laboratory of the All-Union Research Institute of Game Shooting

Summary

The author presents some data on the feeding habits of the otter according to the observations carried out on the river Sozh, Dnepr basin. In the stomachs analysed leeches, water-tigers, Bufo viridis and the remains of fishes were found, whereas the remains of the insects were found in the excrements. The otter is not an enemy of the beavers.

---

[1] На встречу в экскрементах выдры плавунца указывают в своей работе «Звери Казахстана» (1953, стр. 374) А. В. Афанасьева, В. С. Бажанова, М. Н. Корелов, А. А. Слудский и С. И. Страутман.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

РЕЦЕНЗИИ

КОРОТКЕВИЧ В. С. **ПЕЛАГИЧЕСКИЕ НЕМЕРТИНЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ СССР. ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР**, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР, вып. 58 («Малая фауна», вып. 37), 1955, 131 стр., 74 рис.

Сводка по пелагическим немертинам, данная В. С. Короткевич, представляет интерес во многих отношениях. В ней впервые описана довольно богатая фауна пелагических немертин, найденных нашими экспедициями в дальневосточных морях — Охотском и Беринговом и в прилежащих частях Тихого океана; всего обнаружено 16 видов, из которых 14 — новые для науки. Далее критически пересмотрены все прежде описанные виды из разных частей Мирового океана, главным образом из Атлантики, всего 73 вида. В связи с этим подверглась пересмотру и систематика пелагических немертин, раньше включавшая 10 семейств и 28 родов. В. С. Короткевич сводит их всего к трем семействам с семью родами: 1) семейство Nectonemertidae с родом Planctonemertes, содержащим 16 видов, родом Dinonemertes, содержащим пять видов, и родом Nectonemertes, содержащим восемь видов; 2) семейство Armaueriidae с родом Proarmaueria, содержащим один вид, родом Mesarmaueria, содержащим восемь видов (один под знаком вопроса), и родом Armaueria, содержащим один вид; 3) семейство Pelagonemertidae с одним родом Pelagonemertes, содержащим 25 видов.

Конечно, можно только приветствовать такую ревизию как в достаточной мере назревшую. Все эти формы немертин представляют естественную экологическую группу стенотермных (с оптимальными температурами 3—5°), стеногалинных (34‰), а потому и глубоководных (от 300 *м* глубины и ниже) видов. Несомненно и то, что все они относятся к Polystilifera, т. е. происходят от довольно узкой группы донных форм. Но чрезвычайно широкое распространение в Мировом океане говорит о древности их происхождения и самостоятельной эволюции. Автор находит возможным выделить три самостоятельных ее направления, соответственно — три семейства.

Даны определительные таблицы для всех достаточно описанных семейств, родов и видов пелагических немертин. В основу положено детальное изучение всей организации исследованных форм, причем сделано полное описание 16 видов, сопровождаемое многочисленными рисунками (74 рис.). Среди последних много микрофотографий с серий поперечных срезов.

Такие микрофотографии представляют большой интерес и необходимы для создания ясного представления о тонком строении животного. Но, к сожалению, они далеко не все стоят на должном уровне по качеству. Было бы достаточно поместить немногие, наилучшие, так как микрофотографии все же никогда не могут заменить хороший рисунок, в котором отражен весь опыт исследователя, скомбинированы разные планы, а не только воспроизведена плоскость одного среза со всеми его достоинствами и недостатками (особенно при плохой сохранности объекта).

Полное изучение строения необходимо для понимания эволюции того или иного ряда форм. Автор посвящает в связи с этим первый большой отдел своей книги «морфолого-анатомическому» очерку пелагических немертин. Собственно, правильнее было бы сказать — просто очерку морфологии пелагических немертин, не противополагая морфологию анатомии, так как морфология охватывает все отрасли науки, в которых изучается строение,— анатомию, гистологию, эмбриологию и т. д. У автора не только здесь встречается это неправильное противопоставление морфологии другим морфологическим дисциплинам, т. е. неоправданное сужение термина, понимание под морфологией собственно только внешней морфологии или архитектоники, т. е. общей морфологии.

В морфологическом очерке есть неудачные места. Так, автор говорит о «недоразвитии передней части головы» у пелагических немертин, останавливаясь зачем-то на разной форме ее у донных форм, что не имеет никакого значения в данном случае. Упоминает о нитевидных опорных клетках в покровном эпителии, которых на самом деле нет. Говорит о секрете пигментных клеток. Неправильно утверждает, что «за слоем основного вещества у немертин помещается кожно-мышечный мешок». Ведь в состав последнего у всех червей входят и покровный эпителий, и слой основного вещества, и слой

мускулатуры. Следовательно, за слоем основного вещества у немертин помещаются просто слои мышц стенки тела.

Лучше было бы пользоваться общепринятым для немертин термином «внутренняя мезенхима», чем «клеточная паренхима», которую мы находим у турбеллярий и которая характеризуется очень слабым развитием основного вещества, значительное развитие последнего свойственно, напротив, мезенхиме немертин.

Едва ли удачно характеризовать кишечник как «обширную трубку» и говорить, что рот ведет в обширный желудок, за которым следует пилорическая трубка, а задний отдел средней кишки называть «прямой (задней) кишкой». К неудачной терминологии приходится отнести также употребление, вместо общепринятого «ринходеум», названия «воронка».

Несколько своеобразно понимает автор и эффект действия секрета хобота немертин. В. С. Короткевич пишет, что секрет «усыпляет» добычу, тогда как обычно говорят «парализует». Непонятно, почему автор предпочитает говорить «двуполые формы» вместо обычного выражения — «гермафродитные». В нескольких местах В. С. Короткевич говорит об особях, когда речь идет о видах.

Не будем множить эти мелкие замечания. В общем книга В. С. Короткевич является ценным пополнением наших знаний о немертинах в морфологическом, экологическом, зоогеографическом, систематическом и филогенетическом отношениях.

Н. А. Ливанов

К. Н. БЛАГОСКЛОНОВ. **ОХРАНА И ПРИВЛЕЧЕНИЕ ПОЛЕЗНЫХ ПТИЦ.** Изд. 4-е. переработанное, Учпедгиз, М., 1957, 281 стр., тираж 15000 экз., цена 5 р. 65 к.

Книга К. Н. Благосклонова «Охрана и привлечение полезных птиц» широко известна и пользуется заслуженным признанием разнообразного круга читателей. Преподавателям средней школы и педагогических вузов, агрономам, а также лесоводам эта книга необходима как справочно-методическое пособие; для специалистов-зоологов она ценна, кроме того, как оригинальная сводка, содержащая множество интересных сведений по биологии и хозяйственному значению птиц. Обилие свежих данных, среди которых значительную часть составляют материалы, полученные самим автором, либо лицами, работавшими под его непосредственным руководством,— одно из главных достоинств рецензируемой книги.

Потребность в книге К. Н. Благосклонова велика. Это видно из того, что за сравнительно короткий промежуток времени с 1949 по 1957 г. она была издана четыре раза на русском языке, общим тиражом в 80 000 экз., и один раз на украинском. Четвертое издание, по сравнению с предыдущими, значительно переработано и дополнено новыми материалами.

Книга, как и прежде, состоит из семи глав. В главе I, посвященной в основном характеристике экономического значения класса птиц, в живой, общедоступной форме излагаются сведения о полезной деятельности птиц в лесу, в саду и в поле. Некоторые виды птиц расцениваются также и с точки зрения их возможной вредной деятельности. Очень хорошо, что в данной главе автор обращает внимание не только на экономическое, но и на эстетическое значение птиц, о чем, кстати сказать, у нас обычно говорить почему-то не принято. От предыдущего издания 1955 г. текст I главы отличается рядом новых примеров, рисунков и таблиц, достаточно наглядно иллюстрирующих степень полезности и вредности наиболее распространенных видов птиц. Таблицы составлены в общем удачно, с полным знанием дела. В табл. 2 поражает лишь слишком незначительное количество видов насекомых — вредителей леса, уничтожаемых козодоем. При последующем издании книги список видов птиц в этой таблице следовало бы несколько видоизменить за счет включения в него ряда широких распространенных лесных птиц, по которым в последнее время были получены свежие данные (сойка, лесной конек, соловей, пеночки и др.).

Небольшая по объему II глава посвящена вопросу истории охраны птиц у нас и за границей. Эта глава имеет большое воспитательное значение. После ее прочтения возникает необходимое для каждого гражданина убеждение в обязательности бережного отношения к природе и сознание того, что охрана природы — дело большой государственной важности. Бросается, однако, в глаза, что в данном разделе совсем не упоминается о книге Н. И. Коротнева «Полезные в сельском хозяйстве птицы и их защита» (1930), которая в свое время сыграла определенную роль в развитии охраны и привлечении птиц в нашей стране.

Главы III и IV являются центральными. Они более всего ценны в методическом отношении. В них сосредоточены сведения по охране и привлечению, а также переселению полезных птиц в СССР. Здесь читатель находит новейший материал и ценные практические советы, вытекающие прежде всего из личного опыта автора. Особенно

заслуживает одобрения то, что К. Н. Благосклонов не ограничивается голыми рекомендациями, а во всех возможных случаях старается объяснить истинную причину необходимости применения того или иного способа привлечения птиц. В своих объяснениях автор исходит из тонкого понимания биологии птиц-дуплогнездников. Помимо методических указаний, данный раздел книги содержит большое количество фактов из жизни птиц, среди которых особенно интересны данные по биологии некоторых видов в городских условиях. Большой научный интерес представляет сильно переработанный и расширенный раздел, посвященный вопросу акклиматизации насекомоядных птиц, в котором излагаются результаты широких полевых экспериментов, проведенных автором и другими нашими орнитологами. Не удовлетворяет лишь слишком определенная трактовка явления гнездового консерватизма, значение которого в жизни птиц автор безусловно переоценивает. При рассмотрении данного явления следовало бы сообщить читателю о чрезвычайно низком проценте возврата молодых птиц на места своего рождения. В то же время заслуживает похвалы осторожность, с которой автор подходит к рекомендации тех или иных мероприятий по акклиматизации насекомоядных птиц. Нельзя, например, не согласиться с автором в том, что перевозка яиц и птенцов — мероприятие мало рентабельное. Вполне справедливо также замечание относительно того, что основная польза перевозки птенцов с «кормилицами» заключается в уничтожении птицами вредных насекомых сразу же после их выпуска в новом месте, независимо от того, возвратятся ли на следующий год завезенные сюда птицы или нет (стр. 112).

На стр. 111, может быть, следовало бы указать на то, что большой пестрый дятел в последнее время во многих местах стал известен как серьезный разоритель гнезд мелких дуплогнездников.

В список главнейших птиц, заселяющих полезащитные лесные полосы (табл. 11, стр. 148), степной жаворонок и полевой конек попали, видимо, случайно. Как исконные обитатели степи эти птицы в первое время продолжают оставаться на участках полезащитного лесоразведения. Однако это еще не означает, что они заселяют полезащитные лесные полосы. При описании гнезд наиболее распространенных дуплогнездников (стр. 106—108) были бы полезны данные о размерах гнезд и яиц.

Глава V состоит из кратких, но содержательных очерков биологии отдельных видов птиц. По сравнению с предыдущим изданием, эта глава расширена за счет новых очерков о птицах, заслуживающих особой охраны,— гаге, сарыче, степном орле. Всего в данной главе приведены сведения о 46 наиболее полезных видах птиц. Материал подобран умело, с учетом последних достижений отечественной орнитологии, и особых замечаний не требует. Можно только пожалеть о том, что в последнем издании из видовых очерков исчезли местные названия птиц, которые были безусловно полезны.

Глава VI «Что и как наблюдать в жизни птиц?» значительно обновлена. Она, так же как и глава II, имеет большое воспитательное значение. Автор не только учит молодежь, как наблюдать за птицами, но и умело развивает у нее творческое отношение к делу, приучая экспериментировать, выяснять практически важные вопросы. Особенно интересны и ценны места, в которых приводятся результаты опытов по перемещению искусственных гнезд с птенцами, а также описание наблюдений за птицами с близкого расстояния, иллюстрированное новыми, оригинальными фотографиями С. Р. Жуковского.

Глава VII «День птиц в школе» вместе с «Приложением» — незаменимое пособие для учителей и руководителей юннатских кружков. Организаторы проведения «Дня птиц» могут найти здесь все необходимые справки: вопросы для викторины, лозунги, кинофильмы, художественные произведения, посвященные птицам. Очень хорошо, что в новом издании приведен список адресов организаций и учреждений, связанных с охраной и привлечением птиц. Этот перечень будет полезен для многих.

Однако, несмотря на то, что рецензируемая книга выдержала уже четыре издания, в некоторых отношениях ее нельзя признать безукоризненной. Прежде всего следует указать на небрежность и отсутствие однообразия в ссылках на авторов и литературные источники. Например, на стр. 204 под известной фотографией С. И. Семенова-Тян-Шанского (самка гоголя у дуплянки) стоит почему-то подпись «По Тугаринову», хотя в книге А. Я. Тугаринова, из которой заимствована иллюстрация, автор данной фотографии указан. На стр. 212, ссылаясь на одну работу по биологии кукушки, К. Н. Благосклонов также допускает некоторую небрежность, в результате чего оказывается искаженным смысл. При ссылках на специальные исследования год издания последних, как правило, не указывается; фамилии одних авторов приведены с инициалами, других — без них. В одних случаях, заимствуя чьи-либо данные, К. Н. Благосклонов ссылается на авторов, в других — не упоминает о них. В то же время принятый в книге чрезвычайно конкретный стиль изложения материала требует ссылки на авторов по всей форме. Перечисление отдельных орнитологов, работы которых были использованы при составлении настоящего руководства (стр. 15),— не выход из положения. Книга нуждается либо в настоящей библиографии, либо в изменении стиля изложения.

В своем стремлении улучшить общую конструкцию книги путем перегруппировки материала по отдельным главам и внутри них, осуществлявшейся на протяжении нескольких изданий, автор не достиг еще совершенства. Так, например, нельзя не обратить внимания на большую путаницу, появившуюся в четвертом издании книги, на

стр. 207. Перераспределяя материал и перенося его из одной части книги в другую, что с точки зрения рецензента делать вообще не следовало, автор оставил без изменения вводную часть текста раздела «Некоторые птицы южных лесопосадок». В результате оказалось полное несоответствие между этой частью текста и содержанием раздела.

Книга не лишена и других, более мелких недочетов. В ней встречаются не вполне литературные выражения, как-то: «оба эти дерзкие пернатые волки» (стр. 35), «показатели пользы и вреда... неравнозначащи» (стр. 41), «перекачка» птиц из одного места в другое» (стр. 65). На стр. 7—8 полет птицы почему-то противопоставляется ее деятельности. Отдельные выражения недопустимы с зоологической точки зрения. Нельзя, например, писать, что горихвостка охотится, иногда «бегая по земле, как трясогузка» (стр. 189), ибо горихвостка передвигается по земле прыжками, а трясогузка — семенящим шагом. На стр. 34 к «ближайшим родственникам» соловья почему-то отнесены певчий и черный дрозды и даже славка-черноголовка. Это утверждение фигурирует во всех четырех изданиях книги.

В заключение отметим, что в техническом отношении четвертое издание не лучше третьего. Наиболее ответственные фотографии по большей части воспроизведены неважно. На стр. 93 неблагоприятное впечатление производит вклейка с поправкой, относящейся к рис. 58.

Указанные недочеты и погрешности весьма досадны, ибо они в какой-то мере снижают ценность в общем очень хорошей, а главное — чрезвычайно нужной книги К. Н. Благосклонова. Хотелось бы, чтобы в последующем издании, в котором вскоре безусловно возникнет необходимость, отмеченные недочеты были устранены.

А. С. Мальчевский

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 7

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

ОБЩЕЕ СОСТОЯНИЕ ЭНТОМОЛОГИИ В КИТАЕ

ЧЖАО ШАН-ХУАНЬ

Южнокитайский сельскохозяйственный институт (Гуанчжоу)

Статья посвящена положению энтомологии в Китае, знакомство с которым несомненно будет способствовать усилению сотрудничества между китайскими и советскими учеными.

Так как сам я из Южного Китая и работаю в области сельскохозяйственной энтомологии, то в своей статье больше буду говорить о Южном Китае и о сельскохозяйственной энтомологии [1].

I. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭНТОМОЛОГИИ КИТАЯ

Развитие энтомологии как науки началось в Европе в XVI в. В XIII в. в книгах еще почти ничего не упоминалось о насекомых. Борьба с вредителями сельского хозяйства и научные исследования в области энтомологии в Китае начались более чем на 10 веков раньше, чем в Европе. В некоторых разделах энтомологии у нас достигнуты значительные успехи и накоплен богатый опыт. В 1930 г. американский ученый Ховард написал книгу «История прикладной энтомологии» (L. O. Howard, A. History of Applied Entomology), в которой ничего не сказано об энтомологии в Китае. Это, по-моему, неправильно.

Китайцы уже 3300 лет назад были знакомы с шелководством, 3000 лет назад одомашнили шелкопряда, а 1500 лет назад начали развивать пчеловодство.

Пчелиный воск, галлы (части растений, богатых танином) и щеллак были применены 1000 лет назад, а «белый воск» [ложнощитовка «пе-ла» (Ericerus pe-la Chav.)] — 700 лет назад.

Немало было сделано за эти 3 тысячелетия и в области борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. 200 лет назад правительством была учреждена инспекция по борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. В 1183 г. опубликован первый в мире закон по борьбе с саранчой. Начиная с 707 г. и до наших дней в Китае ежегодно регистрируются массовые появления саранчи. Что касается поведения и биоэкологии саранчи, то в этой области за 3 тысячелетия накоплен богатый опыт.

1500—1800 лет назад китайский народ уже применял агротехнические и биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Интересно отметить, что 1600 лет назад в Южном Китае в провинции Гуаньдун против вредителей цитрусовых культур (Clitea metallica Chen) были применены муравьи (Oecophylla spp.).

2000 лет назад китайцы уже применяли инсектициды, содержащие ртуть, мышьяк, а также растительные инсектициды. 1000 лет назад применялись инсектициды, содержащие серу, медь, алюминий и различные масла.

Между прочим, в 1942 г. я занимался растительными инсектицидами Юго-Западного Китая и обнаружил 77 видов ядовитых растений, которые могут быть использованы в качестве инсектицидов.

3000 лет назад китайский народ уже был знаком с фенологией насекомых. Наряду с развитием китайской медицины были заложены основы морфологии, классификации и биоэкологии насекомых. Так, например, 2000 лет назад была описана история развития стрекозы, комара и цикады.

---

[1] Статья написана на основе собранных мной материалов из различных источников, в том числе из материалов государственных учреждений и институтов.

При подготовке статьи я пользовался помощью и советами профессоров Е. С. Смирнова, М. С. Гилярова и т. Бони Люая. Всем им я приношу сердечную благодарность.

К числу крупных китайских ученых, занимавшихся вопросами энтомологии, следует отнести следующих: Тао Хун-цзина, жившего при династии Лян; Чэн Цан-ци (династия Тан) и Ко Цзун-ши (династия Сун). Самым крупным ученым в этой области является Ли Ши-чжень, живший при династии Мин. Ли Ши-чжень написал хорошо известную книгу «Фармакология» (1596). Хотя эта книга была посвящена фармакологии, тем не менее в ней много говорилось и о насекомых, и об инсектицидах.

До освобождения Китая мы учились энтомологии у ученых Америки, Европы и Японии. Ученые Китая внесли немалый вклад в различные разделы энтомологии. Но в условиях полуколониального, полуфеодального Китая было трудно сделать много.

После освобождения коммунистическая партия и правительство уделяют большое внимание китайской науке, в том числе энтомологии.

Ввиду того, что Китай представляет собой в основном аграрную страну, в которой каждый год имеют место значительные потери урожая из-за вредителей и болезней (например, потери зерновых культур — 10%, хлопчатника — 20%, плодовых деревьев — 40%), мы в первую очередь делаем упор на борьбу с вредителями сельскохозяйственных культур.

Мы учимся у Советского Союза и стараемся изучить мичуринскую биологию, ее связь с энтомологией. Надо отметить, что в области энтомологии, как и во всех других областях науки, советские специалисты оказывали и оказывают нам большую бескорыстную помощь.

В Китае с каждым годом неуклонно растет число учреждений, связанных с энтомологией, и специалистов-энтомологов. Для создания научно-исследовательских учреждений и вузов правительство отпускает огромные средства.

В 1950 г. было положено начало службе прогноза рисового мотылька. С 1956 г. начала действовать Всекитайская служба по учету численности и прогнозу появления вредителей и болезней сельскохозяйственных культур. С 1954 г. действует система внутреннего карантина, и в настоящее время в этой системе работает 1000 человек.

Аграрная реформа, коллективизация сельского хозяйства и программа развития сельского хозяйства Китая на 1956—1967 гг. открыли новые перспективы для развития энтомологии и выдвинули перед ней новые задачи.

Проект программы развития сельского хозяйства Китая был выдвинут ЦК КПК в январе 1956 г. и уже начал претворяться в жизнь.

В проекте программы поставлены следующие важные задачи.

1. За 7 и 12 лет (в два срока) повсеместно уничтожить наиболее опасных вредителей сельскохозяйственных культур, к которым относятся: саранча, рисовый мотылек, луговая совка, кукурузный мотылек, хлопковая тля, паутинный клещик, розовый червец, галлица пшеничная.

2. Начиная с 1956 г., в течение 12 лет в основном уничтожить такие «четыре зла», как мыши, воробьи, мухи и комары.

3. Улучшить научно-исследовательскую работу в области сельского хозяйства и техническое руководство работой.

За последнее время движение за уничтожение «четырех зол» — мышей, воробьев, мух и комаров — достигло большого размаха. Уже получены хорошие результаты в деле борьбы с сельскохозяйственными вредителями и болезнями.

Такие разделы энтомологии, как систематика, физиология, экология, токсикология насекомых, начинают развиваться согласно плану и по-настоящему двигаться вперед.

II. УЧРЕЖДЕНИЯ И КАДРЫ

1. Научно-исследовательские учреждения и вузы

В настоящее время в Китае имеются следующие учреждения и вузы, в которых проводятся энтомологические исследования.

1. Институт энтомологии при Академии наук Китая. Институт основан в 1953 г., имеет лаборатории систематики, морфологии, экологии, физиологии, токсикологии, инсектицидов и биометодов.

2. Всекитайский институт защиты растений при Сельскохозяйственной академии. Институт основан в 1957 г., имеет отделения энтомологии, фитопатологии и ядохимикатов.

3. Девять зональных научно-исследовательских сельскохозяйственных институтов: Северо-Восточного Китая, Северо-Западного Китая, Восточного Китая, Центрального Китая, Южного Китая, Юго-Западного Китая, Внутренней Монголии, Синьцзяна, Тибета. Эти институты имеют отделения защиты растений, в которые входят лаборатории по борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур.

4. Институт тропических культур в провинции Гуаньдун и Чжэньцзянский институт шелководства в провинции Цзянсу, в их системе есть отделения защиты растений.

5. Центральная карантинная лаборатория при Министерстве сельского хозяйства Китая.

6. 22 провинциальных сельскохозяйственных института (и станций), где имеются отделения защиты растений.

7. Восемь сельскохозяйственных вузов и факультеты биологии в трех университетах Китая имеют свои отделения по изучению вопросов энтомологии.

8. Отраслевые научно-исследовательские институты, такие, как Центральный институт лесного хозяйства при Министерстве лесного хозяйства, Институт продовольственных продуктов при Министерстве продовольственных продуктов (Институт находится в процессе подготовки к открытию). При этих институтах имеются отделы лесных и амбарных вредителей.

Изучением медицинской энтомологии руководит Академия медицинских наук и различные медицинские институты.

9. В провинциальных сельскохозяйственных опытных станциях и специализированных опытных станциях (свыше 160) имеются отделы защиты растений или отдельные специалисты, занимающиеся вопросами борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур.

10. Управление защиты растений Министерства сельского хозяйства Китая согласно программе уже создало 178 станций, 20 лабораторий и 1600 пунктов службы прогноза появления вредителей и болезней сельскохозяйственных культур.

Вся научно-исследовательская работа в Китае планируется и координируется Центральным научным плановым комитетом при Государственном совете Китая.

2. Специалисты и кадры

Ввиду того, что энтомологических учреждений в стране много и они находятся в подчинении различных ведомств, я в данном случае не располагаю достаточным количеством конкретного материала по вопросу о кадрах.

В настоящее время в Китае насчитывается приблизительно 1000 энтомологов. Наибольшее число специалистов работает в системе сельскохозяйственных научно-исследовательских учреждений и в вузах. Если говорить о квалификации специалистов в общем, то наиболее квалифицированные кадры работают в центральных научно-исследовательских учреждениях и в системе учебных заведений, на периферии в ряде мест также имеются довольно квалифицированные кадры, на провинциальных же опытных станциях и в институтах уровень квалификации специалистов ниже.

В Энтомологическом институте Академии наук Китая насчитывается 82 научных работника, из них 14 старших научных сотрудников. Во Всекитайском институте защиты растений — 99 научных работников, в их числе 43 специалиста, изучающих вредителей сельского хозяйства.

В области систематики у нас имеется около 20 специалистов, среди них проф. Чен Ши-сян, являющийся крупным специалистом по систематике семейства листоедов (Chrysomelidae). В области морфологии у нас только четыре специалиста, среди них проф. Лю Ю-су, изучающая вопросы анатомии и гистологии саранчи. В области физиологии у нас тоже только 4 специалиста, как например, проф. Цинь Цзянь-дэ, который занимается вопросами физиологии саранчи, особенно диапаузой яиц саранчи. Что касается экологии насекомых, то специально этим разделом занимаются 5—6 исследователей. Помимо этого немало других ученых изучает экологию вредителей. Проф. Ма Ши-цзюнь изучает экологию саранчи, проф. Линь Чан-шан занимается почвообитающими вредителями. В области токсикологии и инсектицидов у нас есть приблизительно 18 специалистов, среди них проф. Хуан Жуй-лунь, изучающий такие инсектициды, как гексахлоран и фосфороорганические соединения; научный сотрудник Чжан Цзэ-пу, работающий над темой «Токсикология и биологические испытания инсектицидов». Восемь специалистов разрабатывают биологические методы борьбы с вредителями. Например, проф. Чжу Жу-цзо изучает паразитов в яйцах соснового коконопряда и классификацию паразитов Hymenoptera. В области сельскохозяйственной энтомологии работает больше всего наших специалистов. Около 100 ученых работают над рисовым мотыльком, среди них такие специалисты, как проф. Зуо Чжун-лин и старший научный сотрудник Линь Ю, старший научный сотрудник Цю Ши-бан, занимающиеся вопросами экологии саранчи и методами борьбы с ней, проф. Чжу Хун-фу, изучающий проблему хлопковой тли.

10 специалистов занимаются вредителями лесного хозяйства. Проф. Ча Бан-хуа изучает экологию соснового коконопряда, а проф. Ю Ци-вэй работает над темой «Термиты тропических деревянистых растений»

В области использования полезных насекомых в различных отраслях сельского хозяйства (помимо шелководства) работают также несколько энтомологов, в том числе проф. Лю Жун-ло, изучающий экологию лакового червеца в провинции Юньнань, а также проф. Чжу Сянь, работающий с клещевинным шелкопрядом (Attacus cynthia ricini Boisd.).

Что же касается медицинской энтомологии, то в этой области работают около 16 специалистов, как, например, проф. Фын Лань-чжоу и проф. Лю Чжи-ин, изучающие комаров и других переносчиков болезней.

Все вышеперечисленные специалисты являются представителями старшего поколения ученых Китая. Кроме того, у нас есть большая группа способных молодых специалистов, еще только начинающих свою научно-исследовательскую деятельность.

Надо сказать, что мы слабы в области экологии, физиологии и токсикологии.

В области патологии насекомых, ветеринарной энтомологии, гидроэнтомологии, а также в области пчеловодства у нас почти нет специалистов. Нам предстоит развивать у себя эти ветви энтомологии.

У нас существует такая система подготовки специалистов: 1) в университетах и сельскохозяйственных вузах (в 10 из них имеются факультеты защиты растений); 2) в Академии наук, университете и сельскохозяйственных вузах происходит подготовка аспирантов. Кроме того, мы отправляем наших лучших аспирантов и преподавателей за границу для усовершенствования их знаний по энтомологии. В вузах и учреждениях устраиваются специальные курсы для подготовки научных кадров энтомологов.

За 12 лет нам предстоит подготовить около 500 одних только кандидатов наук по энтомологии.

С каждым годом увеличивается число научно-исследовательских учреждений и специалистов в области энтомологии. В Академии наук Китая за годы первой пятилетки число научных сотрудников увеличилось в три раза, учреждений — в два раза, а тем для исследования — более чем в три раза. Эти цифры говорят о состоянии науки в Китае вообще, но мне кажется, что в какой-то мере они отражают и прогресс в области энтомологии.

III. ТЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Среди фундаментальных теоретических исследований на первом месте стоит систематика. В настоящее время ведутся работы по классификации Acrididae, Odonata, Isoptera, Miridae, Coccidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae, Cerambycidae, Palpicornia, Pyralidae, Trypetidae и других групп. В институте энтомологии Академии наук Китая ведутся исследования проблемы эволюции и видового образования насекомых. Кроме того, у нас разрабатываются и такие проблемы, как географическое районирование насекомых, классификация гусениц Lepidoptera, питающихся рисом. Эти работы, конечно, тесно связаны с исследованиями фауны Китая.

В области физиологии насекомых начинаются работы над проблемой диапаузы яиц саранчи и питания растениеядных насекомых.

Мало сделано в области токсикологии. Мы лишь занимаемся вопросами токсикологии китайских растительных инсектицидов, гексахлорана, ДДТ, фосфорорганических соединений. В Институте энтомологии Академии наук Китая ведутся исследования проблемы устойчивости мух к ДДТ и гексахлорану.

В экологии насекомых основное внимание сосредоточено на некоторых важнейших вредителях, каковы саранча (Locusta migratoria manilensis Meyen), луговая совка (Cirphis unipuncta Haw.), рисовый мотылек (Schoenobius incertulas Wlk.), хлопковая тля (Aphis gossypii Glover) и сосновый коконопряд (Dendrolimus spp.). Совсем недавно начались предварительные работы по фенологии и экологии почвообитающих насекомых, особенно хрущей, на севере и термитов на юге.

Мы считаем сельскохозяйственную энтомологию одним из важнейших разделов энтомологии, поэтому большинство наших исследований посвящено именно этому разделу. В 1957—1958 гг. изучалось 95 видов и групп вредителей сельскохозяйственных культур, из них наиболее важные: рисовые мотыльки, галлица пшеничная, кукурузный мотылек, луговая совка, проволочники, хрущи, совки и другие почвообитающие вредители, а также розовый червец, хлопковая совка (Chloridea obsoleta F.) и плодожорка соевая стручковая (Grapholitha glycinivorella Mats.). Главное содержание исследований составляли вопросы учета численности и прогноза и методы борьбы с этими вредителями.

Для решения этих проблем народное правительство отпускает большие средства. Так, около 100 научных сотрудников занимаются только вопросами экологии рисовых мотыльков на 29 экспериментальных базах.

Надо отметить, что ряд научных тем разрабатывается в Центральной карантинной лаборатории Министерства сельского хозяйства.

Получены хорошие результаты в деле обследования объектов внутреннего карантина, в деле фумигации посадочных материалов и ликвидации виноградной филоксеры ядохимикатами.

Что касается медицинской энтомологии, то здесь основные работы ведутся в области биоэкологии комаров и клещей и методов борьбы с ними. Тщательно изучается вопрос о переносчиках малярии и филяриозах.

IV. УСПЕХИ В НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ И ВНЕДРЕНИЕ ИХ В ПРОИЗВОДСТВО

По сравнению с Советским Союзом наши успехи в области энтомологии еще очень невелики. Теоретические фундаментальные исследования мы еще только начинаем, а в области прикладной энтомологии нам уже удалось успешно решить некоторые важные проблемы.

После освобождения Китая темпы развития науки резко возросли, и мы уверены, что через 15—20 лет благодаря прогрессу соответствующих наук и энтузиазму китай-

ских ученых энтомология расцветет по-настоящему. За последние годы быстро прогрессирует изучение фауны насекомых, а вместе с обследованием естественных ресурсов страны значительно пополнились коллекции насекомых, собранных в различных районах Китая. В провинциях Юньнань и Сычуань совместная китайско-советская зоолого-ботаническая экспедиция занимается изучением особенностей фауны насекомых Юго-Западного Китая. В настоящее время энтомологический институт Академии наук Китая возглавляет работу по составлению монографий фауны Китая.

В области экологии после обследования различных очагов саранчи и изучения ее географического распространения мы составили полный план уничтожения саранчи в озерах, в районах морского побережья, в поймах рек и в низинах. Мы обнаружили, что закономерности массового появления саранчи определяются следующими факторами: 1) сезонными изменениями растительности, 2) уровнем почвенных вод, 3) изменением щелочности почвы, 4) степенью освоения местности человеком, 5) ирригационными мероприятиями. В связи с этим план ликвидации саранчи основан на регулировании водного режима, освоении целины и выращивании сельскохозяйственных культур, в меньшей степени поражаемых саранчой. В этот план, в частности, входит уничтожение саранчи в озерах Вэйшаньху и Хунцзэху.

На базе исследования цикла развития хлопковой тли в провинциях Шаньси, Шэньси и Хэбей были разработаны методы учета численности и прогноза появления хлопковой тли. Эти методы сыграли большую роль в борьбе с этим вредителем.

В настоящее время во всех районах Китая, где разводится рис, изучен видовой состав рисовых мотыльков. Кроме хорошо известных трех видов Schoenobius incertulas Wlk., Chilo suppressalis Wlk. (Pyralidae), Seasamia inferens Butler (Noctuidae), недавно обнаружено два новых вида этого вредителя в Южном Китае: тайваньский рисовый мотылек (Chilotraea auricilia Dudg.) и бурокаемчатый рисовый мотылек (Schoenobius sp.). Интересно отметить, что требования к условиям существования неодинаковы у этих пяти видов рисовых мотыльков, хотя они все живут внутри стеблей риса.

Исследования закономерностей массового появления рисового однопятнистого мотылька (Schoenobius incertulas) показывают, что ведущими экологическими факторами являются система выращивания риса, стадии развития риса и климатические условия, причем в комплексе климатических условий большее значение имеют осадки, меньшее — температура воздуха. Численность гусениц, проникающих в растение, определяется в зависимости от различных стадий развития риса. Значительно легко проникают гусеницы в растение в стадии кущения и в стадии выхода в трубку. На рассаде в рассадниках гусеницы развиваются медленнее, и большая часть их гибнет. Благоприятным условием для развития однопятнистого мотылька является оживление и кущение растения риса после высадки. Данные, накопленные более чем за 10 лет в провинции Гуаньдун, показали, что в окрестностях г. Гуанчжоу количество осадков в январе и феврале играет решающую роль как фактор воздействия на численность перезимовавших гусениц и куколок. На основе этой закономерности разработан метод прогноза, который позволяет, исходя из погодных условий, предсказать возможную вспышку размножения первого поколения вредителя в будущем году. При количестве осадков в это же время свыше 100 *мм* массовое размножение вредителя исключено.

У нас имеются некоторые достижения в области изучения инсектицидов. Крупные успехи в деле индустриализации нашей страны обеспечивают возможность создания отечественного производства более 10 видов химических средств борьбы, что частично избавит нас от импорта ядохимикатов. Производство гексахлорана началось в Китае с 1951 г. Следует отметить, что за последние годы весьма широко применяются различные препараты γ-изомера гексахлорана. Использование этих препаратов дало эффективные результаты борьбы с саранчой, рисовым мотыльком, галлицей пшеничной, кукурузным мотыльком и почвообитающими вредителями, особенно хрущами и проволочниками.

Исследования токсичности гексахлорана проводятся также в области воздействия его через почву на такие сельскохозяйственные культуры, как рис, пшеница, ячмень, кукуруза, гаолян, соевые бобы, хлопчатник, а также цитрусовые культуры. Результаты исследований показали, что существуют границы для количества гексахлорана в почве: при определенной дозе ядохимиката растение развивается хорошо и созревает быстро, если же доза превышена, то урожайность значительно снижается.

Применение ядохимикатов позволило резко сократить ручные средства борьбы. Площадь, обработанная инсектицидами, значительно увеличилась. Помимо этого значительно усовершенствована техника применения ядохимикатов. Так, например, при химическом методе борьбы с хлопковой тлей вследствие применения меркаптофоса (препарат 1059) эффективность увеличилась с 60—70% (при применении экстракта табака и мыла) до 90% и выше.

Что касается разработки и применения агротехнических методов защиты полевых культур от вредных насекомых, то в этом направлении мы достигли хороших результатов в борьбе с галлицей пшеничной (Sitodiplosis mosellana Gehin и Contarinia tritici Kirby) путем внедрения устойчивых сортов пшеницы, как, например, сорта Нань-да 2419. Этот сорт уже получил широкое распространение в 9 провинциях (Аньхой, Цзянсу, Хубей и др.), в результате чего потери урожая пшеницы от галлицы пшеничной значительно снизились

В Южном Китае для борьбы с гусеницами однопятнистого рисового мотылька в период перезимовки проводят следующие мероприятия: в районах с достаточным количеством воды на полях, где применяют сидераты, или на зимних парах весной перед началом массового окукливания мотыльков на 10 дней затопляют рисовые корни водой. Преимущество этого способа состоит в том, что затопление можно попутно связать с весенней обработкой почвы. В 1956 г. этот способ был применен в провинции Гуаньдун на площади 14 500 000 *му* (1 *му* — $^1/_{15}$ *га*) и получились хорошие результаты.

Опыты с затоплением полей в зимнее время не дали большого эффекта, что несомненно тесно связано с сезонной периодичностью обмена веществ в онтогенезе мотылька.

В области биологических методов борьбы с вредителями начаты работы по использованию местных паразитов и хищников, а также ввоз некоторых из них из-за рубежа. Хороших результатов мы добились в провинции Хубэй с вредителем цитрусовых культур — австралийским желобчатым червецом (Icerya purchaci Mask.), используя против него большую красную коровку (Rodolia rufopilosa Muls.). Ведутся исследования в области проблем массового размножения местных паразитов яйцеедов (Telenomus dendrolimusi Chu. и Trichogramma evanescens Westw.) — первого против соснового коконопряда и второго против мотыльков сахарного тростника.

Посредством внутривидового скрещивания афелинуса (Aphelinus mali Hald.) (китайской породы с советской) нам удалось повысить жизнеспособность данного паразита в борьбе с кровяной тлей (Eriosoma lanigerum (Hausm.). С помощью центральной карантинной лаборатории Министерства сельского хозяйства СССР в Южный Китай ввезены хищные жуки Rodolia cardinalis Muls. и Cryptolaemus montrouzieri Muls. В прошлом году хорошие результаты мы получили, используя Rodolia cardinalis в борьбе с Icerya purchasi на Casuarina equisetifolia L. Это — древесная культура, входящая в состав полезащитных полос. Кроме того, во многих районах Китая проводятся обследования естественных врагов — вредителей сельскохозяйственных культур.

Следует отметить большой размах проводимых в стране мероприятий по карантину. В 1956—1957 гг. в мероприятиях по обследованию районов распространения важнейших вредителей участвовало 24 000 человек, и из 157 обследованных видов обнаружено 32 совсем новых вида вредителя. Этим было положено начало службе внутреннего карантина.

Ведутся работы по изоляции и ликвидации кровяной тли и виноградной филлоксеры. Большие мероприятия проводятся для предупреждения завоза розового червеца в провинциях Ганьсу, Цинхай и Синьцзян В широких масштабах применяют дезинфекцию семян хлопчатника и багажа иммигрантов. В 1958 г. впервые в Китае был принят закон о внутреннем карантине.

В Китае создана широкая сеть службы по учету численности и прогнозу 28 видов вредителей и болезней. Хотя прогнозы даются только на короткий срок, тем не менее они оказывают большую помощь в борьбе с вредителями. Благодаря таким прогнозам оказалось возможным применить химические и агротехнические методы борьбы с саранчой, хлопковой тлей, рисовыми мотыльками и другими вредителями Одновременно служба прогноза выдвигает важные проблемы для дальнейшего исследования экологии вредителей.

Обширные энтомологические исследования, на основе которых организована служба карантина и защиты растений в Китае, позволяют решать некоторые важные и сложные проблемы защиты растений на довольно высоком уровне. Так, в настоящее время наблюдается резкое снижение потерь урожая риса из-за рисовых мотыльков: если раньше потери составляли 10—20% урожая, то теперь 5—10%. Эпидемии саранчи случались раньше, а теперь их нет и никогда больше не будет. Широкое применение фосфорорганических инсектицидов (препарат 1059 и Е-605) способствовало повышению урожайности хлопчатника.

Достигнуты большие успехи в борьбе с вредителями плодовых деревьев. Процент здоровых фруктов увеличился с 30—40 в 1952 г. до 80—90 в 1956 г. в провинциях Шаньдун и Гуаньдун. В 1956 г. только химическим способом — в том числе с помощью авиации — была обработана площадь более чем в 16 миллионов *га* для борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур.

Хотя мы и добились определенных успехов в области энтомологических исследований и в деле борьбы с вредителями, у нас еще очень много нерешенных проблем. Мы сильно отстаем в вопросе изучения фауны насекомых, еще слаба база для систематики насекомых. В ряде разделов энтомологии у нас имеются большие пробелы, нам недостает специалистов. Мы отстаем также в области методики исследования и в части оборудования для научных экспериментов. Мы пока не используем многие новые открытия, например меченые атомы. У нас не хватает коллекций и монографий фауны насекомых Китая. В области сельскохозяйственной энтомологии мы недостаточно изучили физиологию и экологию вредителей; техника службы прогноза довольно примитивна. Пропаганда работы по карантину растений поставлена недостаточно хорошо, у масс нет еще глубокого понимания значения этой работы. Поэтому в будущем мы приложим максимум усилий, будем еще больше учиться у Советского Союза и

стран народной демократии, а также изучать полезный для нас опыт в Англии, Америке, Японии, с тем чтобы поставить энтомологию на службу народу, на службу социалистическому строительству.

V. ЭНТОМОЛОГИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА

В Китае опубликовано немало различных книг по энтомологии, в том числе учебники по общей энтомологии, систематике, сельскохозяйственной и лесной энтомологии. В 1935—1941 гг. вышла в свет большая работа «Catalogus insectorum sinensium» (шесть томов), написанная проф. У Цзин-пу. В скором времени будут выпущены: учебник сельскохозяйственной энтомологии и учебник «Химические методы защиты растений» (для вузов). За последние годы значительную часть нашей энтомологической литературы составляют переводы советских книг. Почти всем хорошо известны такие книги, как «Общая энтомология» (проф. Шванвича), «Сельскохозяйственная энтомология» (проф. Щеголева).

Что касается периодических изданий, то у нас под редакцией китайского энтомологического общества издаются следующие журналы:

1. «Acta Entomologica Sinica» (раньше назывался «Annales Entomologici Sinici») — выходит один раз в 3 мес. В этом журнале печатаются энтомологические статьи творческого характера и результаты исследований. К каждой статье имеется резюме на английском или русском языке. Первый том журнала вышел в 1950 г. 2. «Энтомологические знания» — научно-популярный журнал, выходит один раз в 2 мес. В журнале публикуются результаты энтомологических исследований, описываются способы борьбы с вредителями, приводятся основные сведения по энтомологии, печатаются аннотации, критика и библиография. 3. «Переводы энтомологической литературы» — выходит один раз в 3 мес., знакомит китайских энтомологов со специальной литературой за рубежом и прежде всего с советской энтомологической литературой.

В 1958 г. предполагается начать издавать новый трехмесячный журнал «Прикладная энтомология». Кроме вышеуказанных журналов, статьи по энтомологии печатаются и в таких журналах, как «Вестник сельскохозяйственной науки», «Сельскохозяйственная наука», «Вестник науки», иногда в «Science Record» — журнале, который печатается на английском языке для читателей за рубежом.

VI. ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕГО РАЗВИТИЯ ЭНТОМОЛОГИИ

Энтомология в Китае развивается согласно плану развития науки на 12 лет, разработанному Научно-плановым комитетом при Государственном совете КНР. Программа ставит перед энтомологами следующие задачи: 1) усиление изучения систематики, особенностей фауны насекомых и всестороннее обследование всех видов вредителей сельскохозяйственных культур; 2) изучение физиологии, экологии и методов борьбы с наиболее опасными вредителями, отмеченными в программе развития сельского хозяйства Китая, а именно: с саранчой, рисовыми мотыльками, луговой совкой, кукурузным мотыльком, хлопковой тлей, паутинным клещиком, розовым червецом, галлицей пшеничной и др.; 3) исследование токсикологического влияния инсектицидов на вредителей, растения, почву и общий биоценоз.

Кроме того, в плане предусмотрены также организационные мероприятия по подготовке кадров, строительству новых научно-исследовательских учреждений и усилению международного сотрудничества.

Надо полагать, что путь развития энтомологии, как и других наук Китая, в основном сходен с советским. И это не случайно, так как мы все боремся за победу коммунизма и наша научно-исследовательская работа всегда тесно связана с жизнью народа. Мы должны укреплять и усиливать сотрудничество с энтомологами Советского Союза и других братских социалистических стран. В последние годы в Китае побывали многие советские энтомологи. Советские исследователи не только занимаются изучением различных проблем китайской энтомологии, но и оказывают нам большую помощь в деле развития энтомологии и подготовки кадров. Среди них профессора В. В. Попов, Г. Я. Бей-Биенко, Н. С. Борхсениус, И. А. Рубцов, А. С. Мончадский, Б. В. Яхонтов, С. С. Прозоров, научные работники Н. Н. Шутова, Д. В. Панфилов, О. Л. Крыжановский, доцент Н. С. Андрианова и др. Советские ученые оказывали и оказывают нам искреннюю и бескорыстную помощь, и я пользуюсь случаем выразить им сердечную благодарность.

Мы уверены, что созданная в Китае за последние годы под руководством Коммунистической партии и Народного правительства обширная научная и административная сеть, а также тесное сотрудничество китайских ученых и специалистов с учеными и специалистами Советского Союза и других братских социалистических стран обеспечат безусловное выполнение задач, поставленных в области энтомологии и защиты растений.

Мы также уверены в том, что через 12 лет некоторые отрасли энтомологии достигнут в Китае мирового уровня.

Приложение

Хронологическая таблица развития энтомологии Китая раннего периода[2]

1. За 3300 лет до н. э. — начало развития шелководства.
2. За 3000 лет до н. э. — шелководство становится одной из ведущих отраслей сельского хозяйства.
3. За 1200 лет до н. э. — стали применять известь и растительный пепел для борьбы с насекомыми в помещении.
4. За 1200 лет до н. э. — применяли растительные инсектициды для фумигации зерна.
5. В 718 г. до н. э. — впервые зарегистрирован случай массового размножения злаковых мотыльков.
6. В 707 г. до н. э. — впервые зарегистрирован случай массового размножения саранчи.
7. За 400 лет до н. э. — впервые открыты паразиты насекомых.
8. За 400 лет до н. э. — впервые установлены цепи питания насекомых.
9. В III веке до н. э. — положено начало фенологии.
10. В 239 г. до н. э. — выдвинута мысль о том, что своевременная посадка растений спасает растение от вредителей.
11. В I—II веках до н. э. — начало применения мышьяка как инсектицида.
12. В I—II веках до н. э. — 21 вид насекомых использовали для лечебных целей.
13. В 304 г. н. э. — зарегистрированы случаи использования муравьев для борьбы с вредителями цитрусовых культур в провинции Гуаньдун.
14. В 400—500 г. н. э. — начало развития пчеловодства.
15. В 528—549 гг. н. э. — зарегистрированы случаи использования масел для борьбы с вредителями.
16. В 984 г. н. э. — в научных трудах уже встречался термин «галлы».
17. В 1101 г. н. э. — зарегистрированы случаи использования мыла для борьбы с вредителями.
18. В 1182 г. н. э. — опубликован первый в мире закон о борьбе с саранчой.
19. В 1576 г. н. э. — подробно описана биоэкология клопа.
20. В 1596 г. н. э. — опубликована книга Ли Ши-чженя «Фармакология травянистых растений».
21. В 1596 г. н. э. — проведены подробные исследования в области биоэкологии ложнощитовки «пе-ла» и лакового червеца.
22. В 1630 г. н. э. — зарегистрированы случаи использования мышьяка для протравливания семян против повреждения растений почвообитающими вредителями в провинциях Хэнань и Шаньси.
23. В 1821—1850 г. н. э. — использовались стебли табака для борьбы с рисовыми мотыльками.

---

[2] Из книги «Развитие энтомологии Китая раннего периода», написанной проф. Чжоу Юн в 1957 г.

СОВЕЩАНИЕ ЗООЛОГОВ СИБИРИ

В научно-исследовательских учреждениях и высших учебных заведениях Сибири работает большой коллектив зоологов. Для объединения этого коллектива, а также для обсуждения результатов проведенных исследований по инициативе Западносибирского отделения Всесоюзного энтомологического общества и Биологического института Западносибирского филиала Академии наук СССР было созвано совещание зоологов Сибири. Совещание проходило в г. Новосибирске с 25 по 28 ноября 1957 г.

В работе совещания приняли участие представители 52 учреждений, в том числе восточных филиалов Академии наук СССР (Западносибирского, Восточносибирского, Дальневосточного), Сахалинского комплексного института Академии наук СССР, Зоологического института Академии наук СССР (Ленинград), Томского государственного университета, педагогических, сельскохозяйственных и медицинских учебных институтов крупных городов Сибири (Кургана, Тюмени, Омска, Новосибирска, Барнаула, Томска, Красноярска), государственного заповедника «Столбы», ВНИИЖП (Москва) и его опорных пунктов (Западносибирского, Красноярского, Восточносибирского, Ханты-Мансийского), Западносибирского отделения ВНИОРХ (Новосибирск). Сибирского научно-исследовательского института животноводства (г. Новосибирск) Омского научно-исследовательского бактериологического института, Томского научно-исследовательского института вакцин и сывороток, Алтайского научно-исследовательского института сельского хозяйства, Новосибирской станции защиты растений, опытных сельскохозяйственных станций (Новосибирской, Славгородской и др.), а также работники санэпидстанций, охотоведы инспекций по охотничьему хозяйству Новосибирской, Томской и Кемеровской областей, Курганского ондатрового охотничьего хозяйства, Новосибирской пушномеховой базы, биологи Тобольского и Бийского краеведческих музеев, работники областных управлений сельского и лесного хозяйства и других учреждений.

На совещании состоялось три пленарных заседания. Кроме того, работали секции: зоологии беспозвоночных, зоологии позвоночных и медицинской зоологии. На пленарных и секционных заседаниях заслушано 60 научных докладов. В прениях по докладам выступило более 100 участников совещания.

Доклады, заслушанные на пленарных заседаниях, посвящены вопросам истории исследования животного мира Сибири за советский период и задачам дальнейшего изучения его (проф. С. У. Строганов и доцент А. И. Черепанов), научной деятельности кафедры зоологии Омского сельскохозяйственного института за 1918—1958 гг. и главнейшим направлениям зоологических исследований в Западной Сибири (проф. А. В. Федюшин), спорным вопросам современной экологии (проф. Б. Г. Иоганзен), формам общественной жизни лесного муравья (проф. П. И. Мариковский) и вопросам региональной зоогеографии (проф. А. И. Куренцов, доцент А. И. Черепанов).

В первом докладе (С. У. Строганов и А. И. Черепанов) отмечалось, что изучение животного мира в советский период тесно связано с задачами хозяйственного освоения новых районов и культурного строительства в Сибири. Этот период характеризуется плановым развертыванием работ, оживлением прежних и развитием новых направлений исследований, организацией широкой сети академических и ведомственных научно-исследовательских учреждений и кафедр зоологического профиля сибирских высших учебных заведений, а также привлечением к исследованию животного мира практических работников, имеющих дело с природой, организацией заповедников и стационаров, применением более эффективных методов исследований, внедрением в практику результатов законченных работ и публикацией их. За советское время опубликовано значительное число монографий по фауне отдельных частей Сибири. К ним следует отнести работы М. М. Кожова «Моллюски озера Байкала» (1936), А. И. Куренцова «Короеды Дальнего Востока СССР» (1941), Д. Н. Флорова «Короеды хвойных деревьев Восточной Сибири» (1949), К. А. Воробьева «Птицы Уссурийского края» (1954), А. И. Гизенко «Птицы Сахалинской области» (1955), Р. П. Бережкова «Саранчовые Западной Сибири» (1956), С. У. Строганова «Звери Сибири» (1957), А. И. Черепанова «Жуки-щелкуны Западной Сибири» (1957) и др. На основании проведенных исследований в Сибири акклиматизирован ряд ценных промысловых зверей (ондатра, заяц-русак и др.) и рыб (лещ, сазан и др.), успешно проведены работы по расселению речного бобра, соболя, по восстановлению численности лося, косули. Разработаны эффективные меры борьбы с саранчовыми и другими вредителями сельского хозяйства. В докладе указывается, что в дальнейшем необходимо продолжить разработку региональной фауны Сибири, усилить экологические исследования в направлении разработки научных основ планового освоения промысловых фаунистических ресурсов, акклиматизации и преобразования фауны, а также разработки биологически обоснованных систем мероприятий по борьбе с вредными для хозяйства и дела здравоохранения животными. Особое внимание должно быть уделено биологическим методам борьбы с вредителями.

Проф. А. В. Федюшин, сообщив о работе кафедры зоологии Омского сельскохозяйственного института, высказал мысль, что работа сибирских зоологов должна быть направлена на планомерное изучение фауны, зоогеографии и экологии животных, населяющих Сибирь, на изучение рыб и разработку биоэкологических основ для рыбохозяйственных и других гидробиологических мероприятий, на изучение вредителей сельского и лесного хозяйства, на разработку вопросов краевой паразитологии, охоты и охотничьего хозяйства и на решение теоретических вопросов о виде и видообразовании.

Большой интерес представляет доклад проф. Б. Г. Иоганзена, давшего критический анализ многих теоретических положений современной экологии. Б. Г. Иоганзен понимает экологию как «общебиологическую науку о закономерностях взаимоотношений организмов и среды, изучающую образ жизни животных и растений, их продуктивность, динамику численности популяций и природу биоценозов».

Доктор биологических наук А. И. Куренцов в своем докладе изложил основные принципы региональной зоогеографии на материалах распространения короедов, чешуекрылых и других насекомых, а также наземных позвоночных, полученных им на Дальнем Востоке СССР в результате многолетних исследований. Докладчик считает, что одной из главнейших задач региональной зоогеографии является изучение взаимоотношений ареала и стации у животных. Эти взаимоотношения, вскрывающие динамику ареалов как отдельных видов, так и целых биоценозов, позволяют разрешить многие зоогеографические вопросы на экологической основе. Прежде всего должны выясняться экологические группировки фауны и закономерности вертикального и горизонтального распределения последней. Например, в Приамурье имеются экологические группировки фауны смешанных и лиственных лесов, темнохвойной тайги, степей и лесостепей, альпийских лугов и гольцов. Считается, что важную задачу составляет также разработка дробного зоогеографического районирования, строящегося на эколого-фаунистическом и генетическом или историческом принципах. На основании проведенных исследований автором выделяется в Приамурье 11 зоогеографических провинций, которые в свою очередь разделены на 24 округа.

В примерно аналогичном докладе доцента А. И. Черепанова проведено зоогеографическое районирование Западной Сибири. В основу этого деления положены: 1) видовой состав фауны; 2) количественные соотношения видов, их распределение по биотопам и ландшафтным зонам, имеющим характерные естественно-исторические условия; 3) численность видов, особенно преобладающих (массовых), составляющих

основное ядро фауны; 4) группировки видов, тяготеющих по своему ареалу к тем или иным зоогеографическим комплексам. Отмечается, что фауна приуральских районов Западной Сибири включает преимущественно элементы европейской, а приенисейских — элементы восточносибирской группировок. На основании проведенных исследований Западная Сибирь разделяется на 14 зоогеографических округов.

В докладе проф. П. И. Мариковского было отмечено, что лесному муравью (Formica rufa L.) свойственны две формы общественной жизни: 1) существование одиночными, изолированными общинами (муравейниками) и 2) существование тесно связанными друг с другом многочисленными колониальными общинами. Одиночные общины между собой враждуют, тогда как общины, составляющие колонию, нейтральны друг к другу и поддерживают постоянную связь. По мнению докладчика, резкая внутривидовая борьба между одиночными общинами сдерживает рост и процветание враждующих муравейников. Форма колониальной общественной жизни лесного муравья является наиболее прогрессивной и соответствует периоду процветания популяции этого вида.

На секции зоологии беспозвоночных животных заслушаны доклады, освещающие результаты исследований по фауне и географическому распространению насекомых (доцент Н. М. Воскресенский, Ю. И. Запекина-Дулькейт, Б. Ф. Белышев, О. И. Ивановская), биологии и экологии насекомых, вредящих сельскому хозяйству (кандидат биологических наук Г. С. Золотаренко, Е. В. Полякова, Ю. П. Александров), физиологии насекомых (доцент А. С. Конников и Л. В. Платонова, А. С. Конников и Н. Я. Волкинд), распространению озерного рачка-бокоплава и перспективам его хозяйственного использования (аспирант А. С. Зыбин). Много внимания на заседаниях этой секции было уделено вопросам лесной энтомологии, особенно распространению, экологии сибирского шелкопряда и мерам борьбы с ним (кандидат биологических наук В. О. Болдаруев, А. Б. Гукасян, А. С. Рожков, Л. А. Ивлиев). Оживленно обсуждались сообщения, посвященные распространению и развитию скрытостволовых вредителей в очагах сибирского шелкопряда и разработке химического метода защиты от них заготавливаемой древесины (кандидат биологических наук Г. О. Криволуцкая).

На последнем заседании секции был заслушан отчет о работе Западносибирского отделения Всесоюзного энтомологического общества.

Секция зоологии позвоночных особое внимание уделила хозяйственно ценным и редким животным. Участники секции заслушали доклады о состоянии популяции пятнистого оленя и горала в Приморье (кандидат биологических наук Г. Ф. Бромлей), по экологии горных баранов западных отрогов Таласского Ала-Тау и Кара-Тау (доцент Ф. Д. Шапошников), о распространении и миграциях млекопитающих в Восточных Саянах (кандидат биологических наук Г. Д. Дулькейт). Зоологи единодушно высказали мнение о настоятельной необходимости срочных и эффективных мер охраны исчезающих видов нашей фауны.

Детальному обсуждению подверглись доклады, посвященные исследованиям биологии, распространения и реакклиматизации соболя в Западной и Средней Сибири (научный сотрудник В. Н. Надеев, Ю. Д. Нумеров и др.). Отмечена успешность работ по реакклиматизации соболя. Местами наблюдается расширение былого ареала этого ценного зверька. Специальное заседание секции было посвящено биологии ондатры и особенно изучению ее плодовитости в лесостепи Западной Сибири (кандидат биологических наук Г. К. Корсаков, Ю. Н. Климов и др.). Новым методам учета численности позвоночных животных были посвящены доклады кандидата биологических наук А. И. Гизенко и К. Т. Юрлова.

Секция медицинской зоологии обсудила итоги работы и задачи медицинской зоологии в Западной Сибири (кандидат биологических наук В. М. Попов). Принципам классификации и характеристики типов природных очагов туляремии был посвящен доклад кандидата биологических наук А. А. Максимова. Значительное место в работе секции заняли вопросы экологии эпидемически опасных видов позвоночных животных (научный сотрудник Г. И. Кирьянов, А. А. Максимов, П. А. Пантелеев). Были также рассмотрены итоги работ и проблемы дальнейшего изучения природных очагов трансмиссивных болезней (научный сотрудник Л. П. Мосолов, Г. С. Шишкин, Л. П. Кухарчук и др.).

На заключительном, пленарном заседании принята резолюция, в которой отмечены значительные достижения зоологов в познании фауны Сибири и вместе с тем обращено внимание на все еще существующие пробелы в зоологических исследованиях, на отставание в деле разработки научных основ освоения и преобразования промысловых фаунистических ресурсов Сибири.

Совещание признало необходимым усилить изучение региональной фауны Сибири, с тем чтобы довести уровень ее познания до наиболее исследованных в этом отношении частей Советского Союза.

В резолюции предлагается усилить исследования в направлении разработки научных основ освоения промысловых фаунистических ресурсов, охраны и преобразования фауны, а также разработки научно обоснованных систем мероприятий по борьбе с вредными животными.

Принято решение просить Президиум Академии наук СССР и Сибирское отделение Академии наук СССР организовать Сибирский институт зоологии с фундамен-

тальным хранилищем научных коллекционных фондов. Это настоятельно диктуется в связи с широким освоением природных ресурсов Сибири. Тем не менее приходится отметить тот печальный факт, что зоологические исследования в организуемом Сибирском отделении Академии наук СССР в ближайшее пятилетие не получат должного развития. Совещание сочло также целесообразным рекомендовать организацию Сибирского института защиты леса и сельскохозяйственных растений в системе Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина.

Совещание указало на необходимость активизировать и расширить издательскую деятельность в Сибири, с тем чтобы уже в ближайшее время обеспечить своевременную публикацию результатов зоологических исследований в форме сборников, сводок и монографий. Высказано пожелание организовать издание периодического научно-производственного журнала «Природа Сибири». Следующее совещание зоологов Сибири решено созвать в 1959 г.

А. Черепанов

КО ВСЕМ ЗООЛОГАМ СССР

Международный союз биологических наук составляет список всех зоологов мира.

Национальный комитет советских биологов, включаясь в эту работу, обращается ко всем зоологам СССР с просьбой прислать о себе следующие сведения, которые будут в дальнейшем включены в Международный список зоологов.

Эти сведения просим прислать на обычной почтовой карточке, располагая их в следующем порядке:

1. Фамилия, имя и отчество [если есть опубликованные работы на иностранных языках, в скобках указать принятую латинскую транскрипцию (правописание) фамилий и инициалов].
2. Ученая степень и звание.
3. Год рождения.
4. Место работы (полностью) и занимаемая должность.
5. Служебный адрес.
6. Узкая научная специальность (специально интересующие вопросы).

Во избежание ошибок просьба печатать эти сведения на машинке или писать очень разборчиво (фамилию просьба писать печатными буквами).

Сведения просим присылать по адресу:

Москва, В-71, Ленинский проспект, 37, Национальный комитет советских биологов.

Почтовые карточки желательно присылать заказным отправлением.

Президиум Национального комитета советских биологов

ПОПРАВКА

В «Зоологическом журнале», т. XXXVII, вып. 2, 1958, в статье К. К. Вотинцева, на стр. 288, в таблице 1 графу «1949 г.» следует читать так:

1949 г.			1979 г.		
Дата	Т-ра		Дата	Т-ра	
	А	Б		А	Б
24.I	0,2	0,7	5.VII	7,2	6,6
28.II	0,1	0,7	16.VII	10,6	5,8
21.III	0,6	1,5	27.VII	10,9	7,4
4.IV	1,3	1,4	6.VIII	6,7	4,2
11.IV	1,3	1,8	17.VIII	9,6	5,7
18.IV	1,3	1,6	1.IX	6,0	4,4
27.IV	2,8	2,8	11.IX	9,1	8,6
10.V	2,9	2,8	20.IX	10,35	10,2
23.V	3,45	3,5	2.X	9,7	9,0
4.VI	4,0	3,8	19.XI	4,5	4,6
14.VI	5,2	—	9.XII	3,0	3,2
25.VI	5,5	4,4			

Рецензии

Ливанов Н. А. Рецензия на книгу В. С. Короткевич «Пелагические немертины дальневосточных морей СССР» 1106
Мальчевский А. С. Рецензия на книгу К. Н. Благосклонова «Охрана и привлечение полезных птиц» 1107

Хроника и информация 1110

CONTENTS

Fenyuk B. K. Problems of geography of natural plague homes 961
Nikolsky G. V. and Pikuleva V. A. On the adaptive value of variability amplitude of individual characters and properties of organisms 972
Voronina N. M. On apparent daily fluctuations of the amount of plankton . 989
Pologentsev P. A. and Artyukhovsky A. K. New Mermithid species 997
Spassky S. A. Dyctina uncinata Thor. (Aranei, Dyctinidae). Biological essay 1006
Bondarenko N. V. Diapause peculiarities in Tetranychus urticae Koch . . 1012
Belgovsky M. L. Inheritance of the insecticide resistance in insects . . . 1024
Basurmanova O. K. Biological forms of Buprestid beetle Agrilus viridis L. . 1039
Kalugina N. S. On the habitats and feeding of larvae of Glyptotendipes glaucus Mg. (Diptera, Chironomidae) from Ucha water reservoir 1045
Birman I. B. On the distribution of some pelagic fishes in the northern part of the Pacific 1058
Bugai K. S. On the reproduction of the Dnepr herring carp (Pelecus cultratus) in connection with the regulation of the lower Dnepr flow 1063
Segal A. N. Daily alterations in gas exchange of Tawny Owl 1076
Gavrin V. F. and Datskevich V. A. Ecology of Lanius cristatus collurio L. in Belovezh Pushcha 1082
Kleinenberg S. E. and Yablokov A. V. On the morphology of the upper part of respiratory tract in Cetacea 1091

Notes and Comments

Naumov R. L. On the slipping down of ticks from the rodents those latter being caught in killing traps 1100
Abdullayev M. A. On the cases of cannibalism among the Gambusia affinis holbrooki Gir. 1101
Malyshev L. I. Some data on the Ornithofauna in the Baikal Region . . 1103
Barabash-Nikiforov I. I. On the directions of the work to be carried out in the province of conservation, study and making useful Enhydra lutris . . 1104
Ben'kovsky L. M. On the biology of the Otter 1105

Reviews

Korotkevich V. S. «Pelagic Memertins of the Far Eastern Seas of the USSR» Reviewed by N. A. Livanov 1106
Blagosklonov K. N. «Preservation and Attraction of Beneficial Birds», Reviewed by A. E. Malchevsky 1107

Chronicle and Information 1110

Технический редактор Д. А. Фрейман-Крупенский

Т-05777 Подписано к печати 26.VI. 1958 г. Тираж 2675 экз. Зак. 3137
Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 5 Печ. л. 10,37 Уч.-изд. л. 15,6

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.